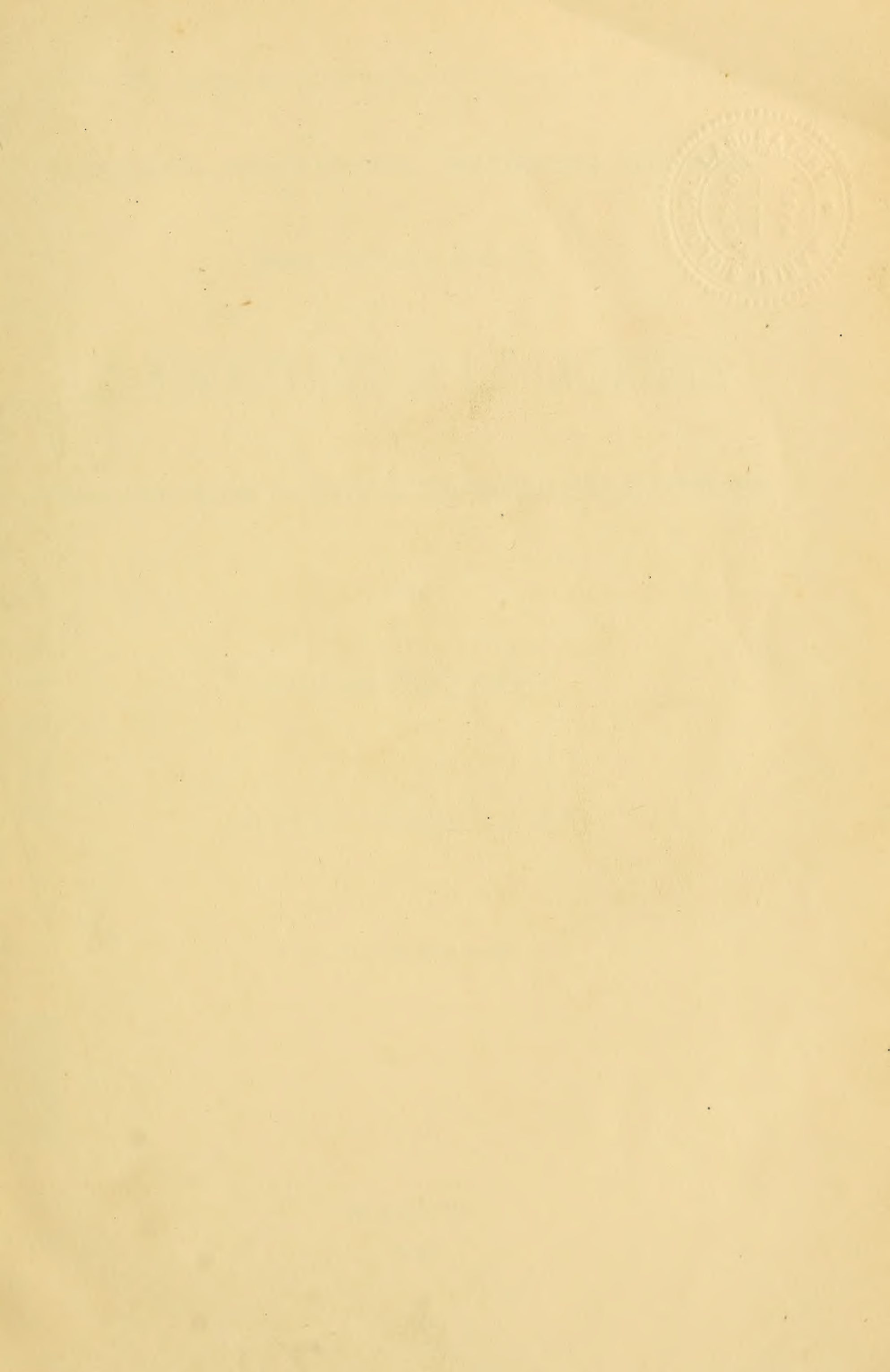


JUNTA PARA AMPLIACIÓN DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

TRABAJOS DEL MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES

SERIE ZOOLÓGICA, NÚM. 41. 44?

LA PROFASE DE REDUCCIÓN EN LA OVOGÉNESIS DE «DENDROCŒLUM LACTEUM» OERST.

POR

MANUEL BORDÁS, Sch. P.

(Con cuatro figuras intercaladas en el texto y trece láminas.)

(Publicado el 15 de agosto.)

MADRID
1921

MADRID.—Imprenta de los Sucesores de Hernando, Quintana, 33.

INTRODUCCIÓN

Los ejemplares que nos han servido para nuestro estudio proceden unos de Lovaina (Bélgica) y otros de Madrid. Los primeros fueron fijados por nosotros en 1911 en el líquido fijador de Carnoy, durante nuestra estancia en el Laboratorio dirigido por el profesor Grégoire. Los procedentes de Madrid lo fueron en los líquidos fijadores de Bouin, Carnoy y Flemming débil. Unos y otros nos han proporcionado excelentes preparaciones, sobre todo los fijados en el líquido de Carnoy.

En cuanto al procedimiento técnico que hemos empleado, nada de particular tenemos que decir. Las inclusiones fueron hechas en parafina de 58°, usando como intermediario el cloroformo. Los cortes seriados y de un grosor de 5 μ se obtuvieron con un microtomo Spencer de excelente construcción y funcionamiento. Los cortes se colorearon sobre el mismo portaobjetos, al cual fueron adheridos por medio de la albúmina de Mayer. Las coloraciones empleadas han sido la hematoxilina férrica de Heidenhain con el rojo Congo, como color de contraste; la hematoxilina de Delafield combinada con el rojo de Burdeos; y la misma hematoxilina de Delafield con el verde brillante y el rojo de Burdeos. Las mejores preparaciones y las más detalladas nos las ha proporcionado la hematoxilina férrica de Heidenhain.

Nos hemos servido siempre de la luz artificial, filtrada a través de un cristal monocromático ligeramente azulado. El microscopio estaba provisto de un excelente condensador de Abbe de 1,40 de abertura. El objetivo 1,30 de Zeiss que hemos usado lleva una lente de flúor, que le comunica gran claridad y fuerte poder dispersivo. La iluminación ha sido siempre central, procurando que el cono luminoso llenase exactamente toda la abertura numérica

del objetivo, para lo cual hemos observado siempre con la doble inmersión.

Todos los dibujos han sido ejecutados con el auxilio de la cámara clara a 2.000 diámetros de aumento, teniendo el papel a la altura de la platina y con la misma inclinación de ésta para evitar en lo posible las deformaciones. Las figuras 1 a 7 están hechas a los aumentos que se indican en la explicación de las láminas.

POSICIÓN Y ESTRUCTURA
DE LOS OVARIOS

En el *Dendrocœlum lacteum* Oerst., como en todos los Tricládidos, los ovarios son dos y están colocados en la parte anterior del cuerpo (fig. A, *Ova.)* en la región ventral. En esto se diferencian de los Policládidos, que tienen los ovarios difusos, distribuídos por gran parte de su cuerpo. Los testículos, en cambio, están en las dos familias diseminados por todo el cuerpo. Los ovarios en *D. lacteum* son redondeados, o mazudos y en forma de pera, continuándose cada uno con su respectivo oviducto *(Od.)* hacia la parte posterior del cuerpo. Cada ovario consta generalmente de un solo cuerpo. Iijima describe en *Polycelis tenuis* unos ovarios en los que, además de la porción esférica normal, existe un pequeño apéndice colocado en la parte anterior, hacia la cabeza, que es considerado por dicho autor como un ovario rudimentario, pues sus elementos no llegan a desarrollarse y producir huevos. En nuestras investigaciones hemos encontrado también un ejemplar de *Planaria*, recogida en Madrid, en el que los ovarios se encuentran desarrollados de una manera extraordinaria. Cada ovario no se limita a la porción mazuda normal, sino que son varias las porciones que le forman, inmediatas unas a otras y

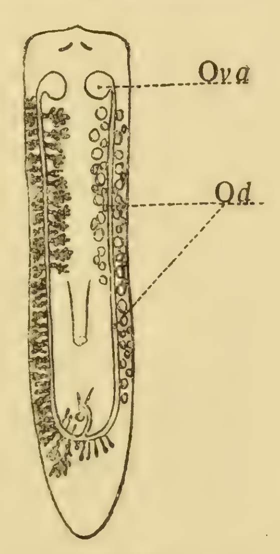


Fig. A. — *Dendrocœlum lacteum* Oerst.: *Ova,* ovario; *Od,* oviducto. A lo largo de este oviducto se han dibujado las glándulas testiculares. A lo largo del otro, las glándulas lecíticas en negro.

extendidas por gran parte de la región ventral anterior del cuerpo. Además los ovarios quedan unidos de manera que casi vienen a constituir un solo ovario colocado debajo del canal digestivo y extendido considerablemente a derecha e izquierda del mismo.

Según Iijima, los ovarios normales ocupan el espacio que queda entre las ramificaciones cuarta y quinta de dicho canal.

La figura 1 representa un corte transversal de *D. lacteum*, que pasa precisamente por la región ovárica. El ovario *Ova.* está mucho más próximo a la región ventral que a la dorsal, pues debajo del mismo no quedan más que las tres capas de fibras musculares, longitudinales, oblicuas y circulares, que le separan del epitelio vibrátil externo. El ovario, por este motivo, cuando se encuentra en pleno desarrollo, hace un pequeño abultamiento en la superficie plana del animal.

De la región lateral externa de cada ovario sale un oviducto (figs. A y 1, *Od.)*; y los dos oviductos corren más o menos paralelamente a lo largo del cuerpo, hacia la región posterior, uniéndose finalmente en uno solo, que se dirige hacia adelante y desemboca en el atrio genital cerca de la abertura sexual. En otros Dendrocélidos esta unión de los dos oviductos tiene lugar antes de pasar el nivel de la abertura sexual, y el oviducto único sigue hacia atrás con la misma dirección que los dos primitivos que le dieron origen, hasta abrirse en el atrio genital.

En la periferia del ovario no hemos encontrado ninguna membrana limitante propiamente dicha; el límite del ovario queda determinado por el mismo mesenquima general que rellena gran parte del cuerpo de *Dendrocœlum* (1). Moseley y Kennel, citados por Iijima, adjudican al ovario una *tunica propria* que lo envuelve; y Minot, según el mismo autor, incluso llega a mencionar una cápsula ovárica. Kennel, refiriéndose a *Rhyncodemus terrestris*, dice asimismo: «Los dos ovarios son pequeñas cápsu-

---

(1) Al tejido que rellena el cuerpo de *Dendrocœlum* unos autores le dan el nombre de *parenquima* y otros el de *mesenquima*. Ambas denominaciones son exactas; pues, como mesenquima, deriva del mesodermo, y como parenquima, llena todos los intersticios que quedan entre los diversos órganos.

las redondeadas, que están colocadas muy hacia adelante.» LANG, en su *Tratado de Anatomía comparada,* al hablar de los Platodes, dice simplemente con relación al punto que estamos tratando: «El aparato sexual masculino y femenino consiste en lugares de formación de los productos sexuales que están embebidos (incluídos) en el parenquima del cuerpo.» Con lo cual parece indicar, aunque no lo diga manifiestamente, que el parenquima del cuerpo es el que forma el único límite de los ovarios y testículos. En cambio en el *Manual de Morfología de los animales invertebrados,* publicado bajo la dirección de LANG, dice WILHELMI hablando de los Tricládidos: «La zona celular periférica de los ovarios consta de *tunica propria* y de las células periféricas, de las cuales derivan los oogonios, los oocitos y las llamadas células de sostén.» SABUSSOW, en el estudio anatómico de *Planaria witegrensis,* dice al hablar de los ovarios: «Por lo que se refiere a los ovarios, están, lo mismo que en otras Planarias, rodeados de una membrana delgada y sin estructura.»

Por nuestra parte ya hemos dicho que no nos ha sido posible encontrar ninguna membrana limitante del ovario. La periferia de éste queda determinada por el tejido circunvecino que forma el mesenquima general. De este mismo parecer es IIJIMA, que, refiriéndose a la opinión de MINOT, dice que no ha encontrado ningún indicio de la cápsula. HALLEZ dice también, hablando de *D. lacteum*, que el ovario es una masa celular llena, rodeada por todos lados por el mesenquima. Las células ováricas están sumergidas en un estroma conjuntivo con núcleos, el cual, en la periferia, se continúa con el mesenquima circundante. STOPPENBRINK afirma asimismo que en el ovario de *D. lacteum* no existe membrana externa.

Una prueba también de que no existe ninguna membrana envolvente nos la proporciona el hecho, que hemos observado, de que en algunas ocasiones la masa ovárica se encuentra atravesada por manojos de las fibras musculares dorso-ventrales que recorren el cuerpo del *Dendrocœlum* (fig. 3).

El ovario (figs. 2 y 3) está formado por una masa de óvulos en diferentes estados de desarrollo, la cual está cruzada en todas direcciones por la trama de tejido conjuntivo del mesenquima,

entre la que se encuentran también pequeñas células. Estas células tienen varias prolongaciones que se conexionan con las fibras del tejido, y por este medio quedan unidas unas células con otras. De manera que el aspecto de esa trama da la impresión de que las fibras no son más que prolongaciones muy notables de las células, por medio de las cuales se juntan, y forman así un estroma, en el que se encuentran aprisionados los óvulos. Los núcleos de estas células son pequeños, ovalados y contienen granos de cromatina muy diminutos. Las fibras siguen un camino tortuoso, pasando por entre los óvulos y continuándose después insensiblemente con las demás fibras del mesenquima.

Moseley (1874), Kennel (1879) y Lang (1884) consideran también estas células como pertenecientes al tejido conjuntivo. En cambio Iijima (1884) las considera como huevos degenerados, cuyo material ha servido y sirve para la nutrición de los que han entrado en desarrollo. Curtis (1899), ocupándose de *Planaria simplissima,* no determina si esas células son células-huevos o si pertenecen al tejido conjuntivo. En *P. maculata* (1902) da como probable que tanto las células-huevos como estas intersticiales provienen de las células del parenquima, es decir, del tejido conjuntivo. Schleip (1907), en los ovarios muy jóvenes de *P. gonocephala,* distingue, además de las células-huevos, otras células de límites indefinidos y cuyos núcleos tienen enteramente el mismo tamaño que los núcleos del parenquima; de tal manera, que es difícil precisar si esos núcleos pertenecen al ovario o al parenquima; estas células presentan a veces las mismas típicas mitosis que se ven en las células del tejido últimamente nombrado.

Todos los autores convienen en que en los ovarios de los Dendrocélidos no existe epitelio germinativo propiamente dicho; y por lo que se refiere a la especie que estudiamos, afirma expresamente Mattiesen (1904) que todas las células que forman parte del ovario entran simultáneamente en desarrollo; más tarde, las que se encuentran en la periferia se retrasan y atrofian. Efectivamente, en el corte de ovario que presentamos (fig. 2) se observan óvulos en casi todos los estados del desarrollo madurativo. No nos ha sido dado encontrar ovarios jóvenes. Los huevos en los primeros estados se acumulan en la periferia, junto al tejido con-

juntivo limitante, excepto en la región de donde arranca el oviducto. A medida que avanzan en el desarrollo penetran hacia el interior, en dirección al oviducto, y dejan más ancho campo a los restantes óvulos, que de esta manera se encuentran más holgados, conservando o adquiriendo un contorno esférico o un poco elíptico. La fila más externa, que, como queda dicho, es la más retrasada en su evolución, ha sido considerada por MOSELEY como el límite celular del saco del ovario, *the cellular lining of the sac of the ovary*.

Tanto IIJIMA (1884) como MATTIESEN (1904) y como la mayoría de los autores, afirman que los ovarios siguen en su desarrollo una dirección centrífuga, comenzando la actividad por el centro y propagándose hacia la periferia; razón por la cual los ovarios van quedando vacíos por el centro, mientras que en su zona más exterior las células se mantienen apretadas. Pero mucho más preciso juzgamos el decir que el desarrollo comienza por el lado mismo en que desemboca el oviducto y en contacto con él, y que desde ese punto o zona se corre la actividad a las restantes, de manera que las células en desarrollo más avanzado se encuentran a la entrada del oviducto y en sus inmediaciones. Es decir, que pasan las cosas como si desde el oviducto viniera el impulso, por medio tal vez de alguna substancia por él segregada que al penetrar en el ovario activara la evolución de las células-huevos. Esa idea queda apoyada además por el hecho de que las células de las glándulas lecíticas, que están próximas a dicha abertura, y por consiguiente al ovario, emiten prolongaciones protoplasmáticas (fig. 7, *gl.)* o corrientes de secreción que se dirigen hacia el interior del ovario y abarcan los óvulos próximos, proporcionándoles, sin duda, material nutritivo apropiado para hacerlos adelantar en su desarrollo más rápidamente que a los restantes.

Además de estas dos clases de células (del mesenquima y células-huevos), distingue SCHLEIP (1907) en el ovario maduro de *Planaria gonocephala* otra clase de células, que, según dicho autor, son células foliculares. En el de *Dendrocœlum* no las hemos encontrado; y si existen, se confunden sin duda con las mismas del mesenquima que aprisiona los óvulos. Por lo demás también les

pasa lo mismo a dichas células foliculares, según testimonio del propio SCHLEIP.

De todo lo expuesto nos parece que podemos deducir con bastante probabilidad que los ovarios de *Dendrocœlum*, y en general de todos los Tricládidos, derivan de una diferenciación del tejido conjuntivo del mesenquima, que rellena gran parte del cuerpo del animal. Dicha diferenciación, en nuestro caso al menos, comienza a manifestarse más rápida en el punto en que el oviducto desemboca en el ovario; y de ahí se va corriendo a las zonas siguientes, de manera que las células de la zona periférica más apartada del oviducto son también las más retrasadas en el desarrollo. De las células comprendidas en la región ovárica, unas evolucionan completamente y dan origen a los huevos, en tanto que otras quedan estacionarias, y constituyen las células intersticiales del tejido conjuntivo del ovario, o bien se detienen en su comenzado desarrollo y su substancia sirve de nutrición a las que siguen evolucionando, viniendo a ser estas células las foliculares mencionadas por SCHLEIP, y que tienen también el oficio de tejido envolvente como el conjuntivo.

Por lo tanto, el conjunto de células del mesenquima comprendido en la región esférica sometida a la influencia del desarrollo ovárico, viene a representar las *Stammzellen* y las *Urzellen* de los autores alemanes, que dan origen a las diversas clases de células que se encuentran en los ovarios. De aquí que puede suceder, como ha observado SCHLEIP, que si algunas de estas células del mesenquima ovárico, intersticiales o foliculares, se encuentran en circunstancias favorables, puedan reanudar su evolución y originar huevos (1).

---

(1) Para fijar la correspondencia entre las palabras empleadas por varios autores en la nomenclatura de las células que intervienen en el fenómeno reductor, daremos las siguientes sinonimias, tomadas de LEVY:

Archispermatocyten (Levy) = *Archispermiocyten* (Waldeyer) = *primäre Spermatogonien* (King) = *Stammzellen* (Benda-Biondi) = *spore cells* (Brown) = *spermatogonies à noyaux poucièreux* (Régaud) = *cellules indifférentes* (Schönfeld). Todos estos nombres se aplican a las células goniales masculinas anteriores a la última división gonial.

Spermatogonien (von La Valette St. George-Schönfeld) = *sekundäre*

Derivando el ovario de una diferenciación local del tejido del mesenquima, se comprende fácilmente la carencia de membrana limitante, y que los límites del mismo se confundan, como dice SCHLEIP, con el tejido que le rodea.

Los ovarios de *D. lacteum* son de producción muy limitada. Esto es consecuencia natural de la carencia de epitelio germinativo, confirmada por las observaciones de todos los autores. Cuando se han acabado las células que iniciaron su desarrollo para la formación de los huevos, el ovario desaparece por agotamiento. Una compensación de los huevos depositados es igualmente imposible por completo, dice MATTIESEN.

Pero una vez desaparecido el ovario, ¿es posible su regeneración? SCHULTZ (1902) y la mayoría de los autores que han estudiado la cuestión afirman no haber podido certificar dicha regeneración; las palabras de MATTIESEN, que acabamos de mencionar, parece que indican lo mismo. IIJIMA, hablando de *D. lacteum*, añade a propósito: «Probablemente estos animales llegan a la madurez sexual una sola vez en la vida.» Lo cual, por otra parte, estaría en perfecto acuerdo con la teoría de WEISMANN sobre la continuidad del plasma generador. Pues si la actividad genética queda almacenada exclusivamente en determinadas células privilegiadas que constituyen los elementos reproductores, desaparecidas o gastadas ya estas células, como sucede en los ovarios de los Dendrocélidos, queda terminado definitivamente el poder reproductor, y los ovarios no podrán formarse de nuevo.

Sin embargo, las experiencias de MONTI (1912) realizadas en

Spermatogonien (King) = *spermatogonies à noyaux croûtelleux* (Régaud). Corresponden estos nombres a las células goniales masculinas de la última división gonial.

Spermatocyten (von La Valette St. George) = *Spermatocyten I. Ordnung* = *Uebergangsspermatogonien* (von Lénhossek) = *gonocytes* (Régaud) = *auxocytes* (Lee) = *tetradocytes* (Grégoire) = *Henlesche Zellen* (von Ebner). Corresponden a los espermatocitos durante la primera mitosis.

Präspermatiden (Waldeyer) = *Spermatocyten II. Ordnung* = *Auxocytes II* (Janssens) = *v. Ebnersche Zellen* (von Lénhossek). Corresponden a los espermatocitos durante la segunda mitosis.

La misma nomenclatura, cambiando lo que corresponde, se emplea en la ovogénesis.

Planaria torva M., prueban que los ovarios son susceptibles de nueva formación en el seno del mesenquima. Al efecto ha cortado la porción anterior del cuerpo del animal, asegurándose por la observación microscópica de que los ovarios habían sido separados por completo. Conocida es la facilidad con que las Planarias regeneran rápidamente las porciones cortadas de su cuerpo. Pues bien: a los tres meses de hecha la operación, los ejemplares no sólo habían regenerado la porción anterior de su cuerpo, sino que se encontró ya formado un ovocito en posición normal y rodeado de las células del parenquima. Dejando las Planarias mayor tiempo, hicieron la puesta normal de sus frezas, de las cuales, como dice Monti, salieron los pequeños gusanos, confirmando de la manera más segura que los ovarios neoformados eran normales y aptos para la reproducción. El hecho—prosigue el mismo autor—de que Schultz y otros autores no hayan podido observar la regeneración de los ovarios, puede explicarse si se tiene en cuenta que hicieron sus observaciones después de un período regenerativo excesivamente corto, sin esperar a la madurez sexual, o tal vez porque tuvieron a los animales en ayuno prolongado. Kennel (1888) ya reconoció, al parecer, que la causa que impedía la regeneración de los órganos reproductores era el ayuno prolongado, pues dice que a pesar de tener en observación las Planarias, insuficientemente alimentadas, durante un año, no se regeneraron dichos órganos.

¿De dónde toman origen estos nuevos ovarios? Esta cuestión la suscita también Monti, a la cual propone dos soluciones; a saber: 1.ª, que esos ovarios nuevamente formados deriven de algunas células de los testículos, que, en vista de la necesidad, se transforman en ovocitos; y 2.ª, que deriven de las células del parenquima. Esta segunda la considera como más probable, aunque tanto para una como para otra solución faltan observaciones directas que las confirmen. Aun en el caso de suponer que deriven de las células seminales masculinas, opina Monti que, al menos indirectamente, proceden también de las del parenquima.

Ya anteriormente Schultz (1902) había emitido la misma opinión aun con respecto al origen de los testículos nuevamente formados en la parte regenerada de las Planarias que había sec-

cionado. El ectodermo — dice — está rellenado únicamente de parenquima, y aunque desgraciadamente falten las observaciones directas con respecto al origen de los nuevos testes, sin embargo, en las porciones regeneradas no se ve ningún indicio de células testiculares; el mesodermo no contiene más que parenquima y fibras musculares. Lo cual habla en favor de la idea de que las nuevas glándulas masculinas no se originan de las antiguas, sino del tejido fundamental, del mismo modo que derivan el parenquima y el sistema nervioso. Estas opiniones vendrían, por consiguiente, a apoyar nuestro parecer respecto al origen del ovario en el *D. lacteum*.

Los oviductos salen de los ovarios lateralmente, hacia afuera y algo hacia el dorso; corren a lo largo del cuerpo paralelos al cordón nervioso respectivo (en el *Dendrocœlum* los cordones nerviosos están muy separados uno de otro), y por su reunión, que tiene lugar más allá de la abertura sexual, forman uno solo que se dirige hacia adelante, en dirección a la cabeza, y va a desembocar en el antro genital. Podemos, por consiguiente, distinguir tres porciones en el oviducto: la *tuba* o ensanchamiento, por el cual el oviducto desemboca en el ovario; el *conducto doble*, provisto de glándulas lecitíferas, y el *conducto sencillo*, que resulta de la unión de los dos anteriores y que está provisto de glándulas productoras de la envoltura o cáscara del huevo.

En general, el oviducto está formado por una primera fila de células de contornos indefinidos (figs. 4, 5 y 6) y provistas de núcleos bien visibles, que generalmente se encuentran en la porción distal de la célula. La membrana de separación de las células es muy poco visible. Por el lado que mira al centro del oviducto estas células se presentan granujientas y algo estriadas, produciendo con su conjunto un anillo obscuro alrededor de la luz central. Sigue después una zona interior, formada asimismo por una sola capa de elementos de límites también poco precisos y que, según Iijima, son células cúbicas provistas de núcleo, visible en corte longitudinal. Nosotros no hemos podido distinguir este núcleo, quizá porque lo impedía la zona obscura inmediata. Pero ni aun en preparaciones en las que este anillo estaba poco marcado

nos ha sido posible certificar la presencia del núcleo. Por otra parte, Mattiesen no menciona ese epitelio interior. Eso nos ha hecho sospechar si ese aparente epitelio interior no es más que una capa de substancia gelatinosa, segregada por las glándulas lecíticas que están adosadas al oviducto en casi toda su extensión y en comunicación con él. Stoppenbrink (1905), refiriéndose a *Planaria gonocephala, P. polychroa* y *D. lacteum,* no menciona tampoco la capa interior de células cúbicas. La formación interior a que nos referimos la reconoce como dependiente de las células exteriores nucleadas, como si esas células se prolongasen más allá de la que el autor llama membrana basal, y diesen origen a aquella zona interior, que el autor dibuja en sus figuras enteramente homogénea y sin estría alguna. A esta formación interior le da el nombre de *Zellplatte.* Wilhelmi también le da el nombre de *Plattenepithel,* sin hacer mención de la capa de células.

En el interior del oviducto y obstruyendo más o menos completamente su luz existe una multitud de filamentos que se tiñen intensamente con la hematoxilina férrica de Heidenhain. En opinión de Ijima estos filamentos no son más que los cirros pertenecientes al epitelio interior, admitido por este autor, los cuales están dirigidos hacia atrás, para permitir el avance del huevo hacia el atrio genital e impedir su retroceso al ovario. Mattiesen en *Dendrocœlum* y Sabussow en *Planaria witegrensis* afirman que esos filamentos son espermatozoos que han penetrado en el oviducto. Ese es también nuestro parecer. Sobre todo en los cortes que, como en la figuras 2 y 7, cogen oblicuamente al oviducto en la porción ensanchada de la *tuba,* se ve con claridad que esos filamentos no se desprenden de las paredes del oviducto, sino que ocupan el centro de la luz, a veces sin contacto ninguno con las paredes. Lo mismo sucede en muchos cortes transversales (fig. 6). Es cierto que en otros cortes se ven filamentos que se dirigen transversalmente hacia los lados (fig. 4), y parece que salen de las paredes; pero, en primer lugar, si fuesen cirros se presentarían siempre con la misma densidad o abundancia, y eso no sucede, pues algunos trozos del oviducto están repletos, mientras que otros inmediatos están casi vacíos y aun vacíos completamente (fig. 5); en segundo lugar, esos cirros transversa-

les no se presentan en el número que les correspondería para explicar la abundancia de filamentos que en algunas ocasiones llena el conducto central; en tercer lugar, no salen de la última zona del oviducto, sino de la zona granujienta de la capa exterior de células; y en cuarto lugar, esos aspectos se pueden explicar satisfactoriamente por lo que dice Mattiesen, que los espermatozoos contenidos en el oviducto *tirabuzonan* (permítasenos esta palabra) o pretenden taladrar sus paredes, produciendo en ellas alguna pequeña evaginación, aunque sin lograr perforarlas.

La porción superior del oviducto se ensancha en forma de trompa o *tuba*, como la llaman Sabussow y Stoppenbrink. Consiste en un ensanchamiento en forma de trompa, por el cual el oviducto desemboca en el ovario (fig. 2). La abertura de esa trompa se continúa insensiblemente con el estroma general del ovario. Sus paredes están formadas por la capa de células nucleadas propia del oviducto, y que ya hemos descrito anteriormente. Pero en esta región esas células se presentan alargadas, piriformes, a veces provistas de vacuolas. Muy próximas a la misma abertura, y rodeando el ensanchamiento de la trompa, se encuentran las primeras glándulas lecíticas, que están adosadas al oviducto en casi toda su longitud. Esa vecindad de las glándulas hace que las células que forman las paredes del ensanchamiento terminal tomen un aspecto algo diferente de las que constituyen en general las paredes del oviducto. Son, efectivamente, mucho más alargadas y voluminosas, sus límites son bastante visibles y están siempre provistas de vacuolas. Por este motivo muchos autores las consideran como verdaderas glándulas, cuya secreción tiene por objeto mantener vivos los espermatozoos que se agolpan a la entrada del oviducto.

Mattiesen y Sabussow dan a este ensanchamiento de que venimos hablando el nombre de *receptaculum seminis*. No nos parece apropiada esta denominación, pues si hay ahí espermatozoos es muy accidentalmente. Los canales deferentes desembocan en la cavidad del pene, que es ancha y que constituye el verdadero *receptaculum seminis*. Además, podrían servir también de dicho receptáculo la vaina del pene, la bolsa copulatriz y el atrio genital, que constituyen grandes cavidades, por las que

pasa el huevo antes de ser expulsado; y en las dos últimas se detienen los huevos en gran número para formar la freza (1).

A pesar de encontrarse gran número de espermatozoos a la entrada del oviducto, no se encuentra ninguno dentro del ovario. Esto se explica porque en dicho punto existe un esfínter que lo impide. Según Sabussow, este esfínter está formado en *Planaria witegrensis* por un conjunto de células altas que se encuentran en la misma abertura del oviducto. En *Dendrocœlum*, en cambio, este esfínter está formado por un estrato de fibras musculares colocadas en tres direcciones (fig. 6): unas son longitudinales y las otras oblicuas. Estas últimas, al llegar al punto mismo de conexión del oviducto con el ovario, pasan a circulares, formando un verdadero anillo (fig. 7, *esf.*).

El interior de las paredes de la trompa está recubierto por un estrato hialino, sin vacuolas y sin núcleos, y que ofrece el aspecto de bolsas que se encuentran adheridas a las paredes. Esta formación es de la misma naturaleza que la que llena más o menos la luz del oviducto, y que hemos considerado, no como células cúbicas ciliadas, como quiere Iijima, sino como meros productos de secreción de las glándulas lecíticas adyacentes, o de las mismas células que forman las paredes de la trompa, de las cuales ya hemos dicho que tienen un aspecto enteramente glandular. Esta secreción sería la que, según Mattiesen, sirve para mantener la vitalidad de los espermatozoos. El interior de la trompa se encuentra efectivamente más o menos ocupado por espermatozoos.

La segunda porción del oviducto está constituída por los dos canales que corren casi paralelos a los bordes del cuerpo, se dirigen a la parte posterior, y al llegar un poco más allá de la abertura sexual se reunen para formar uno solo. La estructura de este doble canal es la que hemos descrito anteriormente como propia del oviducto. Aquí añadiremos simplemente que a lo largo de estos dos canales se encuentran una infinidad de glándulas lecíticas que se abren en las paredes del mismo. Estas

(1) Wilhelmi da el nombre de *receptaculum seminis* a la cavidad del pene, y Böhmig, en *Planaria torva*, llama así al útero.

glándulas proporcionan el material de células lecíticas que acompañan a los huevos y que con ellos forman la freza (1). Las glándulas son sumamente numerosas y notables por su tamaño, pues llenan gran parte del cuerpo del animal. Se encuentran colocadas alrededor del oviducto, es decir, que no tienen posición fija a derecha o izquierda, sino diseminadas indiferentemente a todo lo largo del mismo, aunque, dada la forma aplanada del animal, abundan más a los lados y allí están también las más voluminosas. Las células jóvenes de estas glándulas son pequeñas, alargadas, con un núcleo muy visible y protoplasma espeso, que se tiñen ambos intensamente con las hematoxilinas. Más adelante, a medida que envejecen, aumentan de volumen, el protoplasma se vacuoliza, se llena de granos amarillentos y el mismo núcleo degenera en el seno del protoplasma que le rodea. Las células de las paredes del oviducto que están en contacto con alguna glándula lecítica son mayores que las restantes del canal, se vacuolizan también, se alargan y penetran por entre las células de la glándula, estableciéndose una íntima comunicación entre ambas clases de células. Las lecíticas están dotadas de movimientos amiboideos, y en virtud de ellos van abriéndose paso entre las células del canal hasta llegar a la abertura que a este nivel presenta la pared, y penetran por fin en el oviducto. Las figuras 2 y 7 de la trompa corresponden precisamente al nivel de una de estas glándulas. En la segunda de estas figuras se ve además cómo las células de la entrada de la trompa en el ovario emiten prolongaciones protoplasmáticas que envuelven a los ovocitos.

Las células que ocupan el centro de la glándula son las que primeramente terminan su evolución y pasan al oviducto; de manera que las glándulas van vaciándose por su parte central.

---

(1) A causa de este paso de las células lecíticas por el oviducto, propone Stoppenbrink que se le llame *Eidöttergang*, que pudiéramos traducir por *vitelioviducto*. El *D. lacteum*, lo mismo que las Planarias, deja su puesta adherida a las hierbas, piedras, hojarasca y objetos sumergidos a poca profundidad en las aguas donde vive. Esas puestas tienen la forma de unos cordones gelatinosos enteramente hialinos e incoloros, en los cuales se encuentran diseminados muchos huevecillos. Es de notar que cada huevecillo contiene de ordinario más de un embrión.

Con respecto a la existencia o ausencia de fibras musculares en esta porción del oviducto, dice Iijima, refiriéndose también a la región de la trompa, que la musculatura falta por completo en el oviducto. Sabussow, en cambio, encuentra en *Planaria witegrensis* una musculatura débilmente desarrollada, pero que con facilidad permite reconocer una capa interior de fibras circula res y otra externa de fibras longitudinales. Stoppenbrink también admite la existencia de iguales capas musculares en el oviducto de *P. gonocephala*, *P. polychroa* y *D. lacteum*, que están formadas por una gruesa zona de mioblastos a lo largo de todo el canal. Este autor consigna además la particularidad de que en la porción terminal del oviducto la colocación de esas capas musculares es inversa de la que tienen en el resto del canal, de manera que en la porción terminal la capa de fibras musculares longitudinales es interior y la de fibras circulares exterior.

Por nuestra parte hemos examinado con todo detenimiento nuestras preparaciones seriadas, y de su examen deducimos que las fibras musculares existen, como ya hemos dicho, en la región de la trompa, y se prolongan algo en la porción inmediata, formando una capa interior de fibras circulares y otra exterior de fibras longitudinales. Gradualmente van disminuyendo en abundancia hasta que a poco trecho de la región de la trompa desaparecen por completo. Cuando el oviducto pasa a ser único por la reunión de los dos laterales, vuelven a aparecer algunos mioblastos, pero en número mucho menor que en la trompa. No hemos podido comprobar si la colocación de las fibras en este punto es realmente inversa, como pretende Stoppenbrink.

La última porción del oviducto resulta de la unión de los dos canales laterales anteriores, y se dirige hacia adelante para abrirse en el antro genital. Esta porción carece de glándulas lecíticas, pero en cambio tiene las glándulas que producen la substancia en que quedan envueltos los huevos y que les sirve como de finísima cáscara. Estas glándulas son mucho más pequeñas, y sobre todo más escasas que las lecíticas.

ESTADO DE LA CUESTIÓN

Varios han sido los autores que, más o menos directamente, han estudiado el problema de la reducción de los cromosomas en los Turbelarios, y de un modo más especial en los géneros *Planaria* y *Dendrocœlum* (1).

Iijima (1882) publicó un trabajo muy detallado y de gran mérito sobre la estructura y desarrollo de los Dendrocélidos de agua dulce, que hemos tenido ocasión de citar con frecuencia. Su estudio versa de un modo particular sobre *Planaria polychroa* O. Schm., *Polycelis tenuis* Iijima y *Dendrocœlum lacteum* Oerst. Describe muy cumplidamente los aparatos reproductores; pero por lo que se refiere al problema de la reducción, no hace referencia alguna, pues aún no se conocía el problema que planteó en el año siguiente Van Beneden al hacer notar que en los huevos de *Ascaris* había la mitad de cromatina que en las restantes células del cuerpo del animal.

Mattiesen (1904) dió a conocer sus observaciones sobre *P. polychroa*, *P. torva* y *D. lacteum*. Tendremos ocasión de mencionar repetidas veces las especiales opiniones de este autor relativas al proceso reductor, las cuales se apartan notablemente de la interpretación general del fenómeno. Sus observaciones sobre este proceso presentan grandes omisiones en períodos decisivos para la inteligencia del fenómeno, pues desde el estado

---

(1) No extrañe el lector que hagamos con frecuencia alusión al género *Planaria*, siendo así que nuestro estudio versa exclusivamente sobre el *Dendrocœlum lacteum*, pues la analogía que existe entre ambos géneros justifica plenamente el que la mayoría de los autores establezcan comparación entre los dos, para aclarar con las observaciones hechas en uno las dificultades que se encuentran en el otro.

que llamamos *salida del reposo* pasa inmediatamente a la *sinapsis*, dejando, por consiguiente, sin resolver el modo como tiene lugar la conjugación de los cromosomas, que es precisamente el punto más debatido, y es el que da la clave, en gran parte, para averiguar la marcha de dicho proceso reductor.

La formación de los cromosomas definitivos es singularísima, al decir de Mattiesen. En el ovario no maduro las células poseen un grueso núcleo de forma de vesícula, provisto de un grueso nucléolo redondeado. La cromatina se encuentra en forma de pequeños gránulos en gran cantidad, o más frecuentemente está fraccionada en pequeños filamentos *(Fädchen)*. Cuando el ovario ha llegado a su tamaño definitivo los gránulos de cromatina y los bastoncitos *(Stäbchen)* se amontonan alrededor del nucléolo, y allí se unen en uno o varios filamentos muy largos. Pasado algún tiempo forman un compacto pelotón, que indudablemente es la llamada *sinapsis*. El pelotón cromatínico se ensancha de nuevo, dando origen a un estado de espirema típico, en el que existe una hendidura longitudinal de los filamentos cromatínicos. Es digno de tenerse en cuenta que esta hendidura se presenta de tal modo que cada porción de filamento origina una cadena más o menos regular. Los filamentos de cromatina, delgados a causa de la hendidura, van engrosando por la aposición de finas partículas cromatínicas.

Hasta este punto es bastante clara la interpretación de la profase reductora, aunque son de notar las lagunas que hemos indicado. La marcha de los filamentos cromatínicos, desde el espirema hasta que se constituyen en cromosomas diacinéticos, es, por el contrario, muy especial, según la interpretación de Mattiesen. Los anillos de la cadena son más pequeños en *Dendrocœlum* que en *Planaria;* en cambio en *Dendrocœlum* permanecen reunidos (los anillos en cadena) en mayor número, mientras que en *Planaria*, ya casi durante su formación y siempre antes de la formación de los grupos de cuatro *(Vierergruppen)*, de que se hablará más tarde, se separan unos de otros en grupos más o menos grandes. Los fragmentos se distribuyen principalmente por la periferia del núcleo, en donde originan diversas figuras. Con frecuencia el último artejo de una cadena no es un anillo,

sino que está formado por dos ramas abiertas. El número de anillos (1) no es constante, aunque lo más frecuente es alrededor de 16, encontrándose también entre 15 y 20. Por diversas maneras la cromatina se reune en cada anillo de tal modo que en cada uno se forman cuatro gránulos o bolitas *(Kügelchen)*. Cada uno de estos grupos de cuatro *(Vierergruppen)* puede quedar aislado en el núcleo o permanecer reunido con otros, formando agrupaciones. Este modo de presentarse es de gran importancia para juzgar acerca del origen de los cromosomas definitivos formados a expensas de estos grupos de a cuatro. Es evidente que estos grupos no pueden tomarse como tetradas, pues de todos estos grupos de a cuatro se forman primeramente cuatro compactos, sólidos cromosomas *(vier kompakte, gedrungene Chromosomen)*, de los cuales en la primera división de maduración se formarán, dividiéndose transversalmente, ocho cromosomas. En el caso de que todos estos fenómenos sean naturales y no provocados por los reactivos, «queda — dice Mattiesen — sin aclarar el significado de los grupos de anillos y de los grupos de a cuatro». En otra publicación en la que el mismo autor dió un resumen de sus observaciones, manifiesta que no puede asegurar cómo se verifica esa reunión de los anillos y grupos de a cuatro en solos otros cuatro cromosomas; «probablemente — dice — se reunen en cuatro pelotones de gránulos y de la misma manera se disgregan en cuatro cromosomas» (2). Lo cual, como se ve, no constituye ninguna explicación satisfactoria.

Entrando ya en la descripción de las divisiones de reducción, añade Mattiesen: «Hemos dejado los cromosomas bajo la forma de cuatro bastoncitos macizos *(vier massiven Stäbchen)*. Mientras se van colocando en la placa ecuatorial, se duplica el número de cromosomas *(verdoppelt sich die Zahl der Chromosomen)*.» De modo que el autor da indiferentemente el nombre de cromoso-

(1) ¿De cada cadena? ¿De todas juntas? No lo especifica el autor, aunque entendemos que quiere decir de todas las cadenas, es decir, el número total de anillos.

(2) «Schliessen sie sich den 4 Körnerhaufen an und gehen so ebenfalls in den 4 Chromosomen auf.»

mas a las cuatro masas de cromatina derivadas del agrupamiento de los grupos de a cuatro, y a los ocho elementos derivados de aquellas cuatro masas. Los ocho últimos derivan de los cuatro primeros por división transversal. Es de notar que también aquí en estos últimos cromosomas tiene lugar una concentración de la cromatina en bolitas, que el autor dibuja en forma de gránulos amontonados, de tal modo, que también se originan grupos de a cuatro (*Vierergruppen,* como antes), derivados evidentemente de anillos (*augenscheilich aus Ringen*). Pero estos grupos de a cuatro, ¿son los mismos que aquellos anteriormente mencionados, cuyo número variaba entre 15 y 20, y que por su reunión dieron origen a los cuatro bastoncitos, o bien son grupos nuevamente formados? A esta indecisión contesta MATTIESEN diciendo: «A mí me parece posible que estos grupos de a cuatro sean los primarios... Habíamos admitido que los cuatro cromosomas, de los cuales se originan más adelante los ocho, se forman por la fusión de muchos grupos de a cuatro, formados a su vez de gránulos de cromatina. Estos mismos [los grupos] pueden quedar libres de nuevo durante la distensión de la cromatina» (1).

Los ocho cromosomas se colocan en la placa ecuatorial y presentan diversas figuras, de anillo, de ocho, de grupos de a cuatro, etc., predominando las figuras en forma de V. La hendidura longitudinal es siempre muy visible. La primera anafase separa un lote de cuatro de esos cromosomas enteros, dejando los otros cuatro en el óvulo. Estos últimos acaban por dividirse cada uno en dos por la hendidura longitudinal que presentan, formándose nuevamente ocho cromosomas, de los cuales la segunda anafase expulsará otro lote de cuatro, terminándose con ello el proceso reductor.

Francamente hemos de confesar que no acabamos de com-

---

(1) «Es scheint mir aber auch möglich, dass diese Vierergruppen das Primäre sind, und aus ihnen sich wieder Ringe, Achter usw. bilden. Wir hatten angenommen, dass die vier Chromosome, aus denen die späteren acht ihren Ursprung nehmen, durch Verschmelzen aus vielen Vierergruppen resp. Chromatinkörnern entstanden sind. Dieselben konnten jetzt wiederum wärend der Auflockerung des Chromatins frei werden.» (Pág. 299.)

prender esta explicación del proceso reductor propuesta por Mattiesen. No comprendemos cómo aquellos 16 (y a veces 15 y 20) grupos de a cuatro primarios pasan al número reducido y haploídico ocho, y a pesar de eso, Mattiesen afirma que son los mismos primarios. ¿Qué se ha hecho de los otros ocho? ¿Es que se han disuelto y desaparecido, o bien se han unido los grupos de dos en dos, originándose de este modo ocho grupos de doble valor? No lo explica Mattiesen; y precisamente esa reducción del número de cromosomas del normal al haploídico es el punto capital del problema reductor. Por el diverso modo de explicar esa reducción se dividen los investigadores en dos escuelas: los parasindetistas y los metasindetistas; los primeros suponen que los cromosomas se conjugan paralelamente, o *side by side,* y los segundos son de parecer que la conjugación tiene lugar por los extremos de los filamentos, o *end to end.* Mattiesen únicamente dice que los grupos de a cuatro, que se encuentran en número que varía entre 15 y 20, se funden en cuatro masas cromatínicas, llamadas por el autor unas veces *bastoncitos* y otras *cromosomas,* y que de esas cuatro masas salen ocho cromosomas, designados también con el nombre de grupos de a cuatro *(Vierergruppen),* los cuales grupos son, en sentir del autor, los mismos grupos primarios que reaparecen en el ecuador de la primera figura de división.

Brown (1920), en una revista-resumen del número de cromosomas hallados en los metazoos, hace de esta manera la síntesis de la peculiar interpretación de Mattiesen:

Dendrocœlum lacteum: 16 *cleavage* cromosomas. — 8 cromosomas ♀ (4-8) (4 en la profase) en el primer cito. — 8 cromosomas (4 en la profase) en el segundo cito. — 4 cromosomas en el huevo maduro. — Número duplicado en la primera y segunda metafases. — 4 a cada polo en la primera y segunda divisiones.

Es evidente la confusión y deficiencia de semejantes observaciones. Así lo reconoce el mismo Mattiesen, quien al terminar su exposición añade que son necesarias nuevas investigaciones para tener una base segura con que determinar el modo de verificarse la reducción; investigaciones para las cuales sus propios

resultados poco pueden servir como punto de partida (1). También GRÉGOIRE (1905) llama la atención sobre la especialidad bastante rara del mecanismo invocado por el autor, que reconociendo la existencia de la hendidura longitudinal en los ocho cromosomas de la profase, afirma luego que durante la anafase se separan en dos lotes de cuatro cromosomas. «Nos creemos autorizados — termina diciendo GRÉGOIRE — para reclamar nuevas investigaciones sobre las Planarias de agua dulce, y esperar el resultado de estas nuevas investigaciones para admitir una interpretación definitiva.»

Para terminar esta larga exposición crítica de las investigaciones de MATTIESEN, queremos añadir sus palabras sobre la discordia que hay entre los autores al determinar el número de cromosomas en los diversos Turbelarios: «Una prueba de que las opiniones acerca de las divisiones de maduración en los Turbelarios no son aún muy claras, la constituye la divergencia que existe entre los investigadores acerca del número de cromosomas. Así, FRANCOTTE (1898) da para diferentes Policládidos el número reducido 8 para los cromosomas citarios y 16 para los cromosomas goniales; KLINCKOWSTRÖM (1897), para el *Prostheceræus vittatus*, 6 y 12 respectivamente, y VAN DER STRICHT (1897 a), para el *Thysanozoon brochii*, 9 y 18.»

Las observaciones de STEVENS (1904) sobre *Planaria simplissima* son muy escasas e insuficientes: pasa por alto toda la profase citaria; encuentra dos divisiones longitudinales de los cromosomas, y, cosa sumamente rara, unas veces seis, otras veces tres cromosomas y aun números intermedios. Sobre los primeros estados de maduración de los huevos nada dice STEVENS (2).

(1) «Um diese Auffassungsweise auf sichere Füsse zu stellen, sind wohl noch eingehendere Studien notwendig, zu denen meine Resultate wenigstens als Ausgangspunkt werden dienen können.» (Pág. 301.)

(2) He aquí cómo lo resume SCHLEIP: «Das, was N. M. STEVENS (1904) über die Eireifung von *Planaria simplicissima* bringt, ist nur wenig; sie findet eine 2malige Längsteilung der Chromosomen und auffallenderweise bald 6, bald 3 Chromosomen oder auch Mittelzahlen. Ueber die frühren Stadien der Eireifung erwähnt STEVENS nicht.» (Pág. 375.) No es esta la primera ocasión en que hemos de hacer notar la insuficiencia de las obser-

Según la revista-resumen de Brown, las conclusiones de Stevens relativas al fenómeno reductor son las siguientes en *P. simplissima:* 8 cromosomas en el espermatogonio. — 3 ó 4 en el primer cito. — 3 ó 4 en el segundo. Con respecto a la ovogénesis, 6 *cleavage* cromosomas en el ovogonio. — 3, 4 y 6 en el primer cito. — 3 y 6 en el segundo. Advirtiendo, además, que puede haber dos clases de elementos reducidos de 3 o de 6 cromosomas. Realmente esto es extraordinario, como dice Schleip.

Las cuidadosas observaciones de Schleip (1906-1907) sobre *P. gonocephala* pueden resumirse del modo siguiente: Los filamentos cromatínicos en la profase ovocitaria se originan por el ordenamiento arrosariado de los gránulos de cromatina. Estos filamentos se orientan prontamente, casi desde su aparición, con sus extremos dirigidos hacia un polo del núcleo. Los filamentos cromatínicos se conjugan parasindéticamente, *side by side.* No ha encontrado el paquinema que dicho autor designa con el nombre de *sinapsis.* La primera cinesis separa longitudinalmente las dos ramas conjugadas, dirigiéndose una a cada polo. La segunda cinesis es muy rápida, de manera que apenas se encuentran estados intermediarios correspondientes a la intercinesis. El estudio de la espermatogénesis le conduce a las mismas conclusiones, con la diferencia de encontrarse la *sinapsis* (paquinema).

Arnold (1909), Gelei (1913) y Rappeport (1915) estudiaron también el fenómeno de la reducción: los dos primeros en *D. lacteum* y el último en *P. alpina.* Según el ya citado resumen de Brown, sus resultados se condensan del modo siguiente:

Según Arnold en *D. lacteum:* 16 cromosomas en el ovogonio. — 8 cromosomas en el primer cito. — 8 cromosomas en el segundo cito.

---

vaciones de Stevens. Lo mismo hubimos de lamentar en sus estudios sobre *Sagitta bipunctata.* Sobre la diferencia que habrá notado el lector entre el modo de nombrar la *Planaria* estudiada por Stevens, hemos de advertir que Schleip la denomina *P. simplicissima,* que está más en carácter con la lengua latina; pero Curtis, que es quien primero la describió en 1899, la llamó *P. simplissima,* y así la designan también Stevens y Brown.

Según Gelei en el mismo animal: 14 cromosomas en el espermatogonio. — 7 cromosomas en el primer cito.

Según Rappeport en *P. alpina:* 20-24 cromosomas en el espermatogonio.

Hecha esta revisión de los autores precedentes, pasemos a exponer nuestras observaciones, que, como ya dejamos indicado, versan sobre *D. lacteum* Oerst.

PRELIMINARES

Según dejamos anotado en las páginas precedentes, en el ovario de *Dendrocœlum lacteum* no existe epitelio o zona germinativos. Un conjunto determinado de células pertenecientes al parenquima entran en actividad especial, y van evolucionando todas casi simultáneamente, dando origen al ovario. Las más alejadas del punto en que el oviducto se reune con el ovario, las cuales naturalmente ocupan la periferia, se retrasan algo en su desarrollo, al paso que las más cercanas a dicho punto completan su ciclo con mayor rapidez, de tal manera que éstas se encuentran en las últimas fases del desarrollo madurativo cuando las anteriores se hallan todavía en las primeras. De aquí que en un mismo ovario se encuentren a la vez células en casi todos los estados del desarrollo.

Sin embargo, el período gonial parece que es de muy poca duración, y como no existe zona germinativa es muy aleatorio el encontrar en los ovarios células en dicho período de preparación, pues prontamente termina para dar paso al período citario, que es de duración prolongada. Según Schleip, las divisiones goniales son escasísimas en *Planaria gonocephala*. Mattiesen no dice nada respecto a este período en los animales sometidos a su examen.

Tampoco nosotros hemos sido más afortunados. Los ejemplares de *Dendrocœlum* que hemos examinado no nos han ofrecido ocasión de poder estudiar el período gonial. Todos ellos fueron recogidos y fijados en los meses de junio y septiembre, época en que todo el ovario se encuentra ya en plena actividad de la profase de reducción (1). Por este motivo no nos han pro-

(1) Stoppenbrink, que ha estudiado con detalle la actividad reproductora en *P. gonocephala,* consigna los siguientes datos con respecto al esta-

porcionado ni un solo ejemplo del período gonial. De aquí que nos veamos precisados a limitar por ahora nuestro estudio al período de maduración.

Es tanto más de sentir esta deficiencia cuanto que el estudio completo del fenómeno reductor no comprende sólo el examen de las dos cinesis durante las que tiene lugar la reducción numérica de los cromosomas, sino que abarca también el estudio de las últimas divisiones goniales, para poder seguir, en cuanto sea posible, el modo de comportarse los cromosomas al pasar del estado de las células goniales al de las citarias. Es necesario contar el número de cromosomas goniales para ver si coincide con el de cromosomas que aparecen a la salida del reposo del núcleo de la profase inmediata; pues algunos autores, como Stevens y Buchner, admiten que los cromosomas, al presentarse en las células citarias, están ya en el estado del paquinema en número reducido. Cosa que hemos demostrado (1914-1920) ser falsa para el caso de la *Sagitta bipunctata,* a la cual se refirieron precisamente dicho autores.

En la última telofase gonial es preciso observar detalladamente el proceso que siguen los cromosomas al atravesar aquel estado, pues es el que establece o incluye el tránsito de una clase de células a otras. Esta observación es de gran importancia para determinar la continuidad de los cromosomas o su disolución en el seno del plasma nuclear, y como consecuencia poder afirmar

---

do en que se encuentran las glándulas genitales en los diversos meses del año. *Ovarios :* durante todo el año con huevos maduros en el centro y no maduros en la periferia.—Puesta de huevos : mayo, comienza la puesta; junio y julio, llega al máximo; agosto, comienza a disminuir; septiembre, continúa disminuyendo y termina a fines de mes.—*Testículos :* septiembre, al principio de mes se encuentran en forma de masas sólidas con espermatogonios y algunos citos; a fines de mes citos frecuentes y algún espermátido; octubre, se forma la cavidad central, en la que hay espermatocitos y espermátidos; noviembre, al final comienzan a aparecer algunos espermatozoos; diciembre, crece el número de espermatozoos; enero hasta julio inclusive, crece y se mantiene el número de espermatozoos; agosto, en la mayoría de los casos se conservan los espermatozoos, en otros empiezan a faltar; al terminar el mes reaparecen las masas sólidas de espermatogonios.

la persistencia e individualidad de los mismos o su formación *ex novo* en el seno del nucleoplasma.

Por estas razones principalmente es muy sensible que hasta el presente ningún autor haya podido realizar observaciones bien detalladas sobre el período gonial en ningún Planárido y en especial en *D. lacteum*, que proporciona imágenes tan notables en los diversos estados de la profase citaria.

Entrados ya en las cinesis de maduración, es la profase la que comprende mayor número de problemas a resolver, porque es la que abarca la historia de los cromosomas desde su origen en el núcleo quiescente hasta su constitución definitiva y su colocación en la placa ecuatorial de la primera metafase. Todas las demás fases de las cinesis reductoras se reducen a repartir los cromosomas a cada polo para la formación de las células hijas.

Para formarnos una idea más concreta de las diferentes etapas que recorre la célula durante todo el proceso reductor, lo condensaremos en el siguiente esquema (fig. B), en el que hemos representado los diferentes estados por que pasan los cromosomas, sobre todo durante la profase de reducción. El esquema es enteramente igual para el desarrollo de los elementos masculinos que para el de los femeninos, con la única diferencia del crecimiento extraordinario del ovocito a partir del estado del paquinema; crecimiento que por lo demás en nada altera el proceso. Y podemos también añadir que ambos desarrollos, el del espermatocito y el del ovocito, presentan los mismos caracteres dentro de cada estado en una misma especie, al menos en los casos en que no existen heterocromosomas ni complejos cromosómicos, de tal manera que podemos guiarnos por el desarrollo del espermatocito para aclarar el del ovocito, y viceversa. Las divergencias que algunos autores han pretendido encontrar en determinados casos, se ha comprobado más tarde ser debidas a observaciones defectuosas e incompletas.

Después de la última telofase gonial comienza la profase de reducción, la cual comprende la formación de los cromosomas citarios y su reducción a número mitad. El primer punto abarca la *salida del reposo nuclear* y la constitución de los cromosomas en forma de filamento, originando el ovillo nuclear, conocido con

el nombre de *leptonema* (véase el esquema). Sigue a éste otro estado durante el cual los cromosomas se reunen de diversas

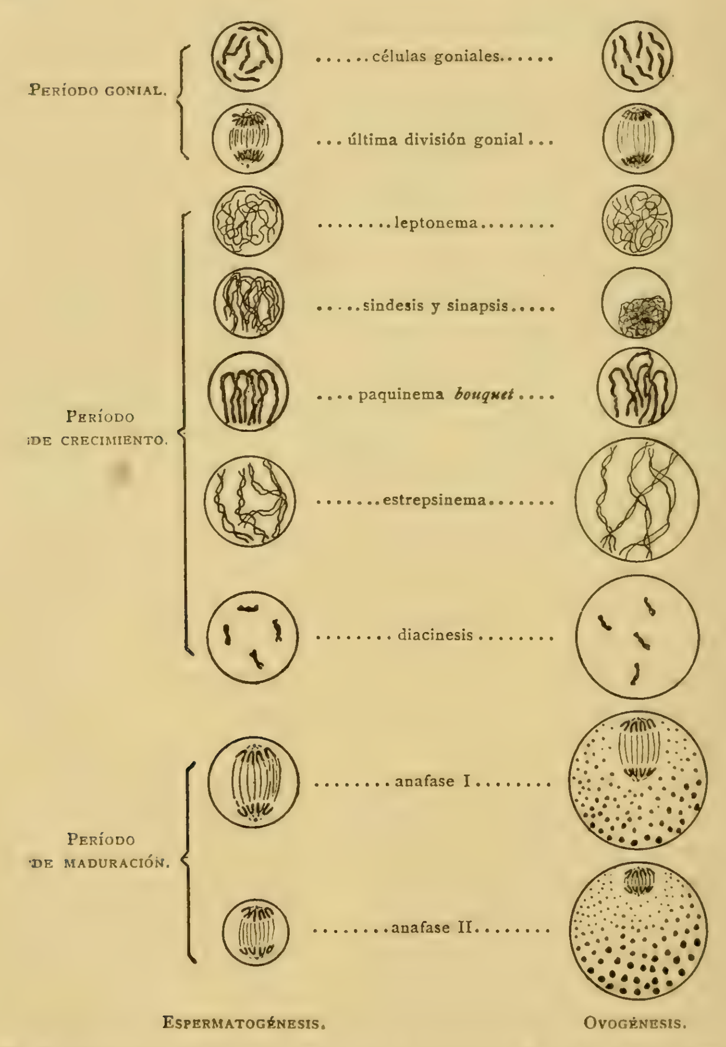


Fig. B.—Esquema del proceso reductor en la espermatogénesis y en la ovogénesis.

maneras unos con otros (si es que, como parece probable, se presentan independientes en el leptonema y no formando un solo

filamento), conociéndose este estado de conjugación con el nombre de *sindesis*. Alrededor de este estado se observa muchas veces que los filamentos cromatínicos se arrinconan a un lado del núcleo, formando un pelotón indescifrable en la mayoría de los casos, y que recibe el nombre de *sinapsis* (1). Después de la sinapsis los cromosomas se presentan ya en número reducido en forma de gruesas horquillas: estado que designamos con el nombre de *paquinema* o *espirema grueso*. Viene luego el gran crecimiento, extraordinario sobre todo en el ovocito, durante el cual los cromosomas se difunden ampliamente por toda la cavidad nuclear, constituyendo el estado del *estrepsinema (diplonema* de algunos autores), hasta que, finalmente, los cromosomas concentran su substancia y disminuyen su volumen, hasta constituirse en los cromosomas definitivos de la metafase I. Esta contracción de los filamentos cromatínicos se conoce con el nombre de *diacinesis*.

Aquí termina la profase citaria.

Durante la próxima metafase I y anafase I los cromosomas se reparten en las dos células hijas; y después de una corta *intercinesis*, que en muchas ocasiones falta, tiene lugar la segunda cinesis, terminándose con ella el proceso reductor.

---

(1) Véase lo que decimos más adelante sobre este estado y el precedente.

LA PROFASE DE REDUCCIÓN

Como hemos hecho en trabajos anteriores, dividiremos los estados de la profase de reducción del *Dendrocœlum lacteum* en varios grupos, según el siguiente cuadro, que en conjunto coincide con el esquema que hemos dado precedentemente:

Profase de la cinesis de reducción..	Estados prepaquiténicos.	Salida del reposo. Leptonema. Sinapsis o primera contracción. Sindesis.
	Paquinema.	Paquinema.
	Estados postpaquiténicos..................	Estrepsinema. Segunda contracción. Diacinesis.

I. — ESTADOS PREPAQUITÉNICOS

En las primeras páginas de este trabajo, al hacer el resumen de las observaciones que se han llevado a cabo sobre el problema reductor en las Planarias, nos hemos extendido, especialmente en la exposición de las observaciones de MATTIESEN (1914), por ser el único autor que hemos podido consultar que se haya ocupado en esta cuestión con referencia a *D. lacteum*, que es el que constituye el objeto especial de nuestras observaciones. Hubimos de hacer notar allí que este autor pasa rápidamente al estado de sinapsis sin mencionar apenas ningún estado anterior, siendo así que, sobre todo el leptonema, abunda en las células que ocupan la periferia del ovario.

Salida del reposo. — Formación de los cromosomas. — No hemos encontrado ningún núcleo en tal estado de homogeneidad

que mereciese el nombre de núcleo en reposo. La misma dificultad que, según hemos advertido, existe para encontrar algunas divisiones goniales, escasísimas según Schleip, hace que tampoco se encuentren núcleos en verdadero reposo citario, que correspondan a la última telofase gonial. Las células más pequeñas y sencillas que aparecen en los cortes del ovario, o son células de núcleo muy pequeño, pertenecientes al tejido conjuntivo intercalar, o son células cuyo núcleo permite ya distinguir numerosos gránulos diferenciados de cromatina, más o menos reunidos y ordenados en filamentos.

Pudiéranse a primera vista confundir estas dos clases de células, pues sus núcleos son a veces casi del mismo tamaño; pero su distinción es fácil, ya que las células-huevos, aun las más pequeñas y primitivas, siempre poseen un protoplasma granujiento (figs. 8 y 9), aunque sea en cantidad insignificante, que rodea enteramente al núcleo. En cambio, las células del parenquima (fig. 15 *a)* carecen de protoplasma granujiento, o por lo menos no es fácilmente visible, pues su núcleo se encuentra rodeado de numerosas fibras, como si no existiese protoplasma, y sí sólo un estroma filamentoso general, entre cuyas mallas se encontrasen diseminados estos núcleos.

En general, las células-huevos primitivas de que estamos hablando predominan en la periferia del ovario, aunque también las encontramos entre las que están ya en un estado más avanzado de desarrollo. La cromatina se presenta en forma de granos muy pequeños, originando cortos filamentos de aspecto arrosariado. En los tipos de células que nos parecen más primitivos (fig. 8) es casi imposible distinguir ningún hilillo que reuna los diferentes granitos de cromatina. Si no fuese por las series que forman, se sospecharía que están dispersos indiferentemente por la cavidad nuclear, pues en realidad tampoco puede fijarse ninguna zona del núcleo en la que predominen de una manera apreciable. Las series de granitos son cortas, y entre las mismas no se ve ninguna relación de dependencia ni paralelismo. Estas células están provistas de uno o dos nucléolos de diferente tamaño. En otros núcleos pertenecientes a este mismo estado, pero que están ya algo más avanzados en su evolución (fig. 19 *a)*, los

filamentos arrosariados, ya más definidos, recorren la cavidad en diferentes direcciones, sin que se pueda observar polaridad alguna.

El fondo del núcleo es enteramente hialino: no se distingue ninguna red filamentosa que le cruce. Los nucléolos son esféricos, sin vacuolas, ocupan un lugar excéntrico en la cavidad y ningún filamento está en contacto con ellos. Los filamentos que parecen desprenderse de ellos están en realidad en diferente plano, y sólo por un efecto de proyección parecen estar en contacto con los mismos.

La membrana nuclear es muy poco visible. Esta escasa visibilidad es un fenómeno que hemos observado durante la mayor parte del desarrollo citario en *Dendrocœlum*, tanto en la ovogénesis como en la espermatogénesis. A ello contribuye sin duda el que sobre la misma no se depositan cariosomas ni cuerpos periféricos, como sucede en otros casos: de aquí que permanece siempre hialina, quedando determinada su posición por el límite del protoplasma.

El protoplasma es finísimamente granujiento, con abundantísimos y diminutos microsomas. En el estado de *salida del reposo* y *formación de los cromosomas* contiene muy escasas inclusiones, que se tiñen intensamente con la hematoxilina de Heidenhain. Estas inclusiones, en forma de granos de variadas dimensiones, constituyen el *metaplasma* de Hanstein. En el protoplasma de la célula de la figura 19 *a* se observa una región clara, casi desprovista de gránulos en la parte más alejada del núcleo. No hemos observado en esta región ningún indicio que pueda revelarnos la presencia del centrosoma, pero hacemos notar la existencia de esta región clara, porque precisamente el centrosoma o centrosomas se presentan casi siempre, como iremos viendo, en una región de esa naturaleza desprovista de microsomas.

Estas células son de dimensiones muy pequeñas:

Fig. 8: diámetro mayor de la célula, 11,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 8,5 μ.

Fig. 9: diámetro mayor de la célula, 11,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 7,0 μ.

Fig. 19 *a:* diámetro mayor de la célula, 19,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 9,5 μ.

Por lo que podemos juzgar de la observación de estos primeros ovocitos, la formación de los cromosomas tiene lugar individualizándose los granos de cromatina y colocándose en fila, formando cortas series arrosariadas. No hemos encontrado ninguna célula en la que los granos estén dispersos de modo irregular en el seno del nucleoplasma. Los granos siempre se presentan, ya desde un principio, más o menos ordenados en líneas, en las cuales no se distingue ningún filamento de linina que los una. Esto, sin embargo, no quiere decir que realmente no exista ese filamento, pues ya se sabe que la linina no toma apenas los colorantes nucleares. Haremos notar ya desde ahora que en todos los estados del desarrollo citario en *Dendrocœlum* la cavidad nuclear se presenta siempre desprovista de todo retículo visible. Parece como si estuviese exclusivamente llena de plasma en el que se mantuviesen suspendidos los granos, cromosomas, nucléolos y demás elementos figurados, que se destacan intensamente coloreados por la hematoxilina. Schleip, que ha podido observar en *Planaria gonocephala* algunos núcleos citarios quiescentes tanto en la ovogénesis como en la espermatogénesis, presenta el núcleo quiescente con los granos de cromatina formando también cortos filamentos (1).

Esta colocación de los granos de cromatina en serie la hemos observado clarísimamente en los núcleos de las células de las glándulas lecíticas, que por ser mayores se prestan a una observación más cómoda. La figura 10 representa uno de estos núcleos, tomado de una glándula en formación muy temprana. La colocación de los granos cromatínicos recuerda perfectamente los aspectos anotados y descritos por Sharp en el último período telofásico de las cinesis somáticas de *Vicia,* en los que los granos se presentan formando conjuntos perfectamente individualizados unos de otros, que hacen muy probable la idea de

---

(1) «Das Chromatin ist noch als kleine Körnchen vorhanden, aber die meisten Körnchen sind zu kürzen oder längern Fädchen aneinander gereiht.» (Pág. 362.)

que están sostenidos por el filamento de linina que persiste al través de las divisiones.

Si esto fuera así, es decir, si los granos aparecieran ya desde la *salida del reposo* formando cadenas bien definidas, habría mucho adelantado para poder admitir que los cromosomas persisten en un estado que podríamos llamar latente, pero individualizados y sin disolverse completamente, durante el reposo gonial.

Leptonema. — Al estado que acabamos de describir sigue otro, el *leptonema,* durante el cual los filamentos cromatínicos van aumentando rápidamente en longitud, hasta llenar casi por completo la cavidad nuclear (fig. 11). Como decimos, este aumento en longitud debe de ser muy rápido, porque apenas se encuentran núcleos intermediarios entre el de la figura 19 *a* y los que se presentan casi completamente llenos del ovillo filamentoso. Este ovillo es muy nutrido y enmarañado: en la figura 11 sólo hemos dibujado parte de él, para que resultase más clara y visible la posición y dirección de los filamentos. Una idea más aproximada del aspecto general que tienen los núcleos en este estado nos la ofrecen las figuras siguientes, si prescindiéramos de la contracción que experimenta la substancia cromatínica.

A causa de lo nutrido que se ofrece el núcleo nos ha sido imposible descifrar si el ovillo nuclear está formado por un solo filamento sumamente largo, o bien por varios diferentes que mutuamente se entrecruzan en mil variadas direcciones. Dato que es de mucha importancia y utilidad para la interpretación del fenómeno reductor y para la doctrina de la individualidad de los cromosomas.

Pero queremos hacer notar que en estos núcleos se observan frecuentes paralelismos entre las diversas secciones del filamento o filamentos del ovillo. En el núcleo de la figura 11 se ven perfectamente varios de estos aspectos. Y aunque se podría decir que, dada la abundancia y longitud de los mismos, es natural que de vez en cuando coincidan en algunas direcciones, sin embargo, llamamos la atención del lector sobre ellos, para compararlos posteriormente con otros aspectos y formaciones nucleares.

Los filamentos ofrecen una manifiesta tendencia a reunirse en un lado del núcleo (fig. 12). No hemos observado en este estado la marcada polarización que Schleip describe en núcleos parecidos de *P. gonocephala,* en que los filamentos se orientan con frecuencia hacia la región ocupada por el nucléolo. Lo que hemos visto en *D. lacteum* es que todo el ovillo sufre como un desplazamiento de su masa hacia el lado en que está el nucléolo, quedando a veces algunos filamentos más o menos distendidos por el resto de la cavidad nuclear (fig. 13). Aun en este caso se observa con frecuencia que son dos filamentos diversamente entrelazados los que aún no se han reunido al conjunto cromático. En algunas ocasiones la cavidad nuclear comienza a dilatarse prematuramente, y las asas filamentosas se distienden también por ella, cruzándola en toda su extensión (fig. 14).

Las modalidades que presentan los núcleos en este estado son muy numerosas, y podríamos multiplicar los ejemplos; pero siempre se mantienen dentro del tipo que hemos descrito; a saber: que todo el conjunto filamentoso que constituye el ovillo nuclear experimenta un desplazamiento lateral hacia la región del nucléolo; allí se comprimen los filamentos, pero conservando perfectamente visible al microscopio su independencia, de manera que puede asegurarse que durante este estado no hay fusión de los mismos en una sola masa uniforme. Algunos filamentos (muchas veces dos, más o menos en la misma dirección) continúan aún recorriendo el resto de la cavidad nuclear, que va quedando libre.

En otros ejemplos, cuando el ovillo nuclear aún no ha sufrido ese desplazamiento y contracción, sino que la masa cromatínica se conserva todavía a cierta distancia de las paredes nucleares (fig. 11), es posible distinguir los extremos de los filamentos que forman el ovillo y deducir la importante consecuencia de que no es un solo filamento arrollado muchas veces sobre sí mismo el que lo forma, sino varios independientes. En *Dendrocœlum,* desgraciadamente no hemos podido observar esos extremos libres, sea por causa de la distinta y poco favorable orientación de los filamentos, sea por su extremada longitud, sea porque realmente no existan varios independientes, sino uno solo

sumamente largo. Por esto no podemos hablar aquí del número de cromosomas que forman el núcleo leptoténico, a pesar de ser un dato de grande importancia en el estudio de la profase de reducción. Tampoco podemos decir nada acerca de su longitud, aunque nos parece que realmente han de ser muy largos.

En todo este estado los filamentos son muy delgados, conservan uniformemente su diámetro y regularizan el aspecto arrosariado que tenían, originando otros lisos. En ningún caso hemos podido observar ninguna hendidura longitudinal; podemos asegurar que no existe.

El nucléolo es siempre muy visible y, al parecer, se encuentra metido dentro del mismo ovillo apelotonado, y en contacto, o casi en contacto, con la membrana nuclear en el punto precisamente hacia el cual se ha desplazado la masa filamentosa. No hemos podido cerciorarnos de si los filamentos están en contacto con el nucléolo, o si se conservan a distancia de él. De todos modos, si se conservan a distancia, ésta ha de ser muy corta, pues realmente parece que lo envuelven, poniéndose en contacto con el mismo. El volumen del nucléolo ha aumentado con respecto a estados anteriores. No se distingue zona clara a su alrededor.

Las demás partes de la célula no ofrecen ninguna particularidad. El protoplasma continúa lleno de microsomas diseminados desordenadamente sin formar redes: contiene algunos granos que a veces llegan a adquirir un volumen casi tan considerable (fig. 11) como los que se encuentran en las células de los últimos estados de la profase.

Aunque, dadas las figuras que hemos analizado durante este estado, no es posible hablar de un manifiesto *zigonema*, sin embargo, el paralelismo manifiesto que se ve en muchos núcleos (figs. 11 y 13) nos autoriza a considerar estos núcleos, no como simples *leptonemas*, sino como *leptozigonemas*, que establecen el tránsito a los estados siguientes.

El volumen de la célula y del núcleo no han sufrido variaciones notables con respeto al estado precedente:

Fig. 11: diámetro mayor de la célula, 14,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 8,5 μ.

Fig. 12: diámetro mayor de la célula, 11,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 8,0 μ.

Fig. 13: diámetro mayor de la célula, 13,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 8,5 μ.

Fig. 14: diámetro mayor de la célula; 15,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 11,0 μ.

Sinapsis (1). — Las células que se encuentran en *sinapsis* son tan numerosas como las del anterior estado que acabamos de describir. Ejemplos de este estado también han sido observados por MATTIESEN (1904) en *Planaria polychroa*. En cambio, SCHLEIP (1916) no lo ha encontrado en la ovogénesis de *P. gonocephala*, y sí en la espermatogénesis del mismo animal (2). Al terminar el anterior estado hemos visto que el ovillo cromático que forma el leptonema sufre un desplazamiento hacia un lado del núcleo. En el estado de sinapsis se acentúa la contracción que experimenta dicho ovillo, formándose un pelotón apretado (figs. 15 y 16), en el que ni aun al microscopio es apenas posible distinguir los diversos filamentos. Por este motivo se conoce también este estado con el nombre de *primera contracción*. Parece como si realmente se fusionara todo en una sola masa. Así han opinado muchos autores en diversos casos. Pero en *Dendrocœlum*, aunque el pelotón (*kompaktes Knäuel* le llama MATTIESEN) resulta indescifrable en su conjunto, la presencia de algunos filamentos que sobresalen de la masa (fig. 16) y la de otros que evidentemente la cruzan por algunos huecos que deja la misma (fig. 15), nos dan derecho a suponer que la aproximación de los filamentos es ciertamente íntima, pero que no existe una verdadera fusión.

Este estado de apelotonamiento total es, sin embargo, de du-

(1) Acerca del sentido en que tomamos esta palabra véase lo que decimos más adelante.

(2) Téngase en cuenta que SCHLEIP toma el nombre de *sinapsis* en una acepción distinta de la nuestra. En el sentido en que nosotros tomamos este nombre decimos que dicho autor no la ha encontrado en la ovogénesis de *P. gonocephala*. En la acepción suya, que corresponde a nuestra *sindesis*, la ha encontrado, y por eso dice SCHLEIP que en *P. gonocephala* existe la *sinapsis*.

ración escasa, pues el pelotón cromatínico comienza en seguida a aflojarse y distenderse; para lo cual la masa se aparta del lado hacia el que se desplazó primeramente, y deja al descubierto el nucléolo (figs. 17 y 28 *a*). Como efecto de la fuerza de aquel desplazamiento, el nucléolo se presenta aplastado contra la membrana nuclear.

Es de gran importancia fijar la atención sobre estos núcleos sinápticos. La masa cromatínica, al separarse del nucléolo, muestra indudablemente que los filamentos que la forman están en contacto con el nucléolo, de manera que parece que se desprenden de él. Además, como con claridad se ve en la figura 28 *a*, los filamentos se han conjugado, arrollándose mutuamente de dos en dos, con lo cual originan las asas del paquinema. El asa que sobresale de la masa cromatínica hacia abajo está evidentemente formada por dos de los filamentos delgados que constituyen el resto del conjunto cromatínico; su mutuo entrelazamiento es innegable. No puede tomarse esta figura como un cromosoma en forma de cinta (véase lo que decimos más adelante) arrollada helicoidalmente y cuyos bordes simularan dos filamentos, pues la existencia de otros filamentos delgados y sueltos en ese mismo núcleo prueba que no se trata de los bordes de una cinta, sino de verdaderos filamentos independientes. En la parte superior de este mismo núcleo, a la izquierda del nucléolo y casi en contacto con él, se ven dos filamentos divergentes, que además están en planos muy distintos. La perspectiva del dibujo los hace aparecer en contacto, pero en realidad están a diferentes niveles: son dos filamentos sueltos. Además, en contacto con el nucléolo se observan otros muchos sencillos, que desaparecen y se pierden en el interior de la masa cromatínica. De esta misma masa se desprende a la izquierda otra asa gruesa, formada indudablemente por la reunión de dos filamentos, como la inferior a que antes aludíamos. En el borde inferior del conjunto cromatínico se ven asimismo varias asas gruesas ya formadas, pero cuyas imágenes es imposible traducir en el dibujo a causa de que están superpuestas en diferentes planos.

Para nosotros, la *parasindesis es indudable en estos núcleos.* Las espirales que forman cada par de filamentos conjugados,

lejos de aflojarse, se comprimirán momentáneamente algo más para originar los cordones gruesos del paquinema incipiente que vamos a encontrar en seguida.

El nucléolo no es visible al principio de la sinapsis a causa de quedar completamente envuelto por la masa cromatínica apelotonada a su alrededor (figs. 15 y 16). Mas apenas se separa un poco dicha masa, se le ve aplastado contra la membrana nuclear, afectando una forma alargada. Su tamaño parece algo mayor que antes, a no ser que sea más bien una apariencia, efecto de su mismo aplastamiento. Está evidentemente en contacto con los filamentos cromosómicos del núcleo. Como iremos viendo, el nucléolo no desaparece durante toda la profase citaria. Su desaparición coincide con la diacinesis. MATTIESEN afirma también que el nucléolo persiste durante el pelotón cromático, pero no puede asegurar si sucede otro tanto durante la sinapsis, pues cuando se deshace el pelotón se encuentran algunas células sin nucléolo y otras con un nucléolo pequeño (1).

El protoplasma de estas células permanece granujiento y las inclusiones que contiene son escasas y de la misma naturaleza que en los estados precedentes. En la célula de la figura 16 hay un voluminoso grano en contacto con la membrana nuclear, de un tamaño igual al que alcanzan estos granos en los últimos estados de maduración. En la figura 11 hemos encontrado lo mismo. Mas en los estados últimos estos granos nunca se encuentran en contacto con la membrana nuclear, ni siquiera próximos a la misma, sino que preferentemente se colocan en la región periférica del protoplasma.

No podemos atribuir la sinapsis a una contracción artificial y violenta provocada por los reactivos, pues además de que es un estado muy frecuente, ya que no indispensable, en las cinesis de reducción, estas células, en nuestro caso, se encuentran en

(1) «Inmitten des dichten Chromatinknäuels sieht man auf Fig. 7 [corresponde a nuestra figura 6] noch deutlich den grossen Nucleolus. Es scheint mir aber fast, als ob der Nucleolus während der Synapsis verschwindet, denn nach der Wiederauflösung des Chromatinknäuel fand ich einzelne Eizellen ohne resp. mit ganz kleinen Nucleolus.» (Pág. 288.)

medio de otras perfectamente normales pertenecientes a otros estados.

Las dimensiones de estas células son :

Fig. 15 : diámetro mayor de la célula, 12,5 μ; diámetro mayor del núcleo, 9,0 μ.

Fig. 16: diámetro mayor de la célula, 15,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 10,0 μ.

Fig. 17 : diámetro mayor de la célula, 15,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 9,0 μ.

Fig. 28 *a:* diámetro mayor de la célula, 21,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 9,5 μ.

Sindesis. — Los núcleos que acabamos de describir podemos en rigor considerarlos como los núcleos en los que tiene lugar la parasindesis de los filamentos. Pero a causa del apelotonamiento en que aún se mantiene la masa cromatínica es muy difícil apreciarla. El término de la sinapsis y principio de la manifestación de la sindesis está determinado por la presencia de núcleos en los cuales el pelotón cromático se afloja y se distiende, permitiendo ver el trabajo que se ha llevado a cabo durante la primera contracción. Los filamentos presentan una polarización manifiesta (fig. 24 *a)*, convergiendo hacia el lado de la membrana nuclear en que se verificó la sinapsis. En estos núcleos no es aún posible ver con claridad la transformación que ha tenido lugar. Se ven algunos tan delgados como en los últimos tiempos del leptonema y de la sinapsis, los cuales sobresalen del conjunto cromatínico y recorren la cavidad. Bueno es hacer notar que en el núcleo que presentamos se ven *dos* de esos filamentos que se dirigen hacia un mismo lado de la cavidad, que es precisamente el opuesto al de convergencia. Además de estos filamentos delgados se distinguen en el mismo conjunto cromatínico, ya un poco distendido, otros más gruesos, que están orientados hacia el polo de convergencia, o bien se ven dos delgados, entrecruzados uno con otro y orientados en la misma dirección.

Todos estos aspectos pueden apreciarse mucho mejor en el núcleo de la figura 18, en el que la distensión es más acentuada. En este núcleo la polarización es muy manifiesta; los filamentos

se ven casi todos mutuamente enlazados de dos en dos, o bien constituyen cordones gruesos en forma de asas, cuyos extremos están próximos a la membrana nuclear, mientras que su porción media ocupa la cavidad, formando algunas ondulaciones. Una de estas asas, bien constituída, es muy visible en este núcleo. Las demás no resaltan tanto por la dificultad que hay en traducir en un dibujo los diversos planos que se aprecian cómodamente con el microscopio. De todas maneras, podemos asegurar que la existencia de esa disposición de los filamentos, cuando el conjunto cromosómico se encuentra medianamente distendido, es evidente; y que aunque no abundan mucho los núcleos de esa naturaleza, se encuentran, sin embargo, los suficientes para poder establecer con ellos el paso a los estados nucleares que vamos a describir.

Por lo que más adelante diremos, este estado corresponde al que designamos con el nombre de *sindesis*.

Los extremos de las asas no se presentan bifurcados y, a juzgar por esta apariencia, se deduce que los filamentos que la forman tienen sus extremos unidos, al menos aparentemente.

El protoplasma e inclusiones de estas células no ofrecen ninguna modificación con respecto a los anteriores estados.

Las dimensiones de estas células no acusan todavía el crecimiento notable propio del ovocito:

Fig. 24 *a:* diámetro mayor de la célula, 12,5 μ; diámetro mayor del núcleo, 9,0 μ.

Fig. 18 : diámetro mayor de la célula, 15,5 μ; diámetro mayor del núcleo, 9,5 μ.

II. — PAQUINEMA

El estado de núcleo paquiténico o *paquinema,* llamado también *espirema grueso,* es de mucha duración en *Dendrocœlum lacteum;* de tal manera, que en cualquier corte de ovario que se examine se encuentran siempre numerosos ejemplos de todas las graduaciones de la formación y desarrollo de este característico estado. Lo que más llama la atención en estos núcleos son las

largas asas cromatínicas, gruesas, de contornos bien definidos, que cruzan en diversas direcciones la cavidad nuclear sin polarización determinada o con polarización muy escasa, y que de ordinario se presentan *hendidas longitudinalmente*. Este último carácter es tan general, que para encontrar algunas asas en las cuales no se manifieste esta hendidura, es preciso examinar muchas preparaciones; y aun sucede que en los mismos núcleos en los que se encuentran asas sin hendidura, van éstas acompañadas de otras que la tienen manifiesta. La hendidura longitudinal del asa paquiténica es un carácter típico del paquinema en *D. lacteum*, tanto en la ovogénesis como en la espermatogénesis, sobre todo en esta última.

En el núcleo representado en la figura 19 *b*, las dos partes que componen el asa no sólo están claras, sino que para mayor evidencia de su doble valor, aun quedan algunos filamentos que no se han conjugado con sus correspondientes en la sindesis. Este núcleo no puede tomarse como perteneciente al estado del desdoblamiento longitudinal que más adelante describiremos, porque ni el modo de entrelazarse los filamentos es el típico, ni el diámetro del núcleo y de la célula corresponde a los que presentan durante el estrepsinema. Tampoco presenta esta célula señales de degeneración. Además, el encontrarse junto al núcleo de la figura 19 *a*, que, como hemos visto, representa la salida del reposo, es una nueva prueba de que este núcleo pertenece a los primeros estados del desarrollo citario. Es, pues, un verdadero paquinema que se relaciona con los núcleos de la sindesis por el intermedio del de la figura 18.

El paquinema puede considerarse definitivamente formado en el núcleo de la figura 20, cuando ha desaparecido, al menos aparentemente, toda separación entre los dos filamentos que se conjugaron. Este núcleo muestra, por su parte, el entrelazamiento que durante la sindesis experimentaron las mismas asas del paquinema. Puede también observarse en este ejemplo que aun existen dos filamentos delgados que se han conjugado únicamente por sus extremos, mientras que el resto corre libre por la cavidad. Otro núcleo de este mismo tipo y mucho más perfecto es el de la figura 22. Las asas están todas orientadas todavía hacia

la región ocupada por el nucléolo. La delgadez de las mismas y su modo de presentarse con abundantes inflexiones que las enlazan, nos indican que se trata de un núcleo que sigue inmediatamente a los de las figuras 16 y 28 *a*. El núcleo parece intacto, a juzgar por la abundancia de cordones. Es de notar que se ven varios extremos libres y los demás parece que se apoyan en el nucléolo, pues la porción media y ondulada de las asas se encuentra al lado opuesto, recorriendo la cavidad nuclear. Este modo de presentarse está en perfecta correspondencia con lo que hemos dicho anteriormente al describir los núcleos de las figuras 24 *a* y 28 *a*. Un corte que pase precisamente al nivel de las porciones medias de las asas (fig. 21) nos muestra la multitud y variedad de sus inflexiones y que no siguen dirección determinada, sino que dan a entender que las asas se diseminarán irregularmente por todo el núcleo. Efectivamente, a medida que se deshace el conjunto, se presentan más sueltas y aisladas (fig. 23 *b*), sin orientación fija.

La figura 23 *a* representa un corte de un núcleo paquiténico en el que el microtomo ha desplazado dos trozos de asas. Esta figura tiene interés porque parece que el corte coge las porciones medias de todos los cordones: se ven ocho. Aunque no estando entero el núcleo no podemos tomar esta figura como ejemplo para contar el número de cromosomas del paquinema.

Los núcleos que dan una idea más acabada del aspecto característico del paquinema en la ovogénesis de *D. lacteum* son los representados en las figuras 26, 24 *b* y 25 *a*, y sobre todo las figuras 27 *a*, 27 *b* y 29 *b*. Hubiéramos podido presentar una infinidad de ejemplos que establecerían todas las graduaciones deseables entre los de la aparición del paquinema (figs. 21 y 22) y el de la figura 28 *b*, que marca el término del paquinema y el tránsito al siguiente, que es el del desdoblamiento longitudinal. Ya hemos dicho que el paquinema debe ser de mucha duración en la ovogénesis; lo mismo sucede en la espermatogénesis. De aquí que abunden tanto estos núcleos. Algunos permiten reconocer una polarización bastante manifiesta de las asas dobladas en horquilla y dirigidas sus dos ramas hacia el lugar ocupado por el nucléolo (fig. 26). Esta es la forma que puede tomarse

como *paquinema bouquet*. La longitud de las asas puede apreciarse en algunos núcleos como el de las figuras 27 *a* y 27 *b*, que sin duda contienen algunas intactas.

La posición y forma de las asas indica que de su primera posición en pelotón bastante confuso (fig. 20), pasan a distenderse y repartirse por la cavidad nuclear, que entretanto ha ido también aumentando de volumen, pues no hay que perder de vista que en el estado del paquinema, al fin del mismo, comienza a manifestarse ya muy marcado el crecimiento extraordinario propio del ovocito.

La hendidura que presentan las asas se va acentuando progresivamente a medida que avanza el estado del paquinema; pero esta más clara manifestación de la hendidura no tiene lugar de un modo uniforme a lo largo del cordón, sino por puntos que alternan con otros lugares en los que el asa se ofrece aún como no dividida. Esto se puede apreciar clarísimamente en el núcleo de la figura 28 *b*. Las asas no están sólo hendidas, sino fenestradas. Este hecho tiene una explicación sencilla, si se supone que al reunirse los filamentos de dos en dos en la sinapsis y sindesis (figs. 15, 16 y 18), no se colocaron simplemente yuxtapuestos, *sino que se arrollaron uno en otro*, originando un cordón, llamado también por este motivo *espirema grueso*, que es el que forma las asas del paquinema. La existencia de estas torsiones helicoidales en los cromosomas, así somáticos como citarios, es fenómeno general y comprobado en todas las profases. DELLA VALLE hace un estudio detallado de las mismas, llamando la atención sobre el hecho de que las torsiones son mucho más numerosas en los cromosomas cuanto más primitivo es el estado de mitosis que se examina (1). Ahora, al volverse a separar esos dos

(1) «Allo stato attuale delle nostre conoscenze, possiamo affermare che si tratta di un fenomeno generalissimo, e si può dire addirittura constante per le profasi delle mitosi con cromosomi di forma allungata. Il nome «spirema» comunemente usato, è appunto l'espressione del fatto che in questo stadio i cromosomi sono irregolarmente e variamente elicoidi.» (Pág. 84.) «Il loro numero [el de las torsiones] nei cromosomi di profasi ad uno stadio più precoce, è notevolmente maggiore rispetto a quelli di mitosi in uno stadio più avanzato.» (Pág. 87.)

filamentos, la separación tiene lugar apartándose primeramente un filamento de otro sin deshacerse todavía las torsiones helicoidales que contrajeron. De ahí ese aspecto fenestrado que presentan. La desaparición total de las torsiones se llevará a término lentamente durante los próximos estados del espirema distendido o estrepsinema, hasta originarse los cromosomas metafásicos, en los que, como ya notaron HEIDENHAIN, BONNEVIE y GRÉGOIRE, no existen torsiones.

Además de la hendidura longitudinal, tienen algunas asas otra particularidad que conviene señalar por las consecuencias que pudieran deducirse. En algunas de las que hay en los núcleos de las figuras 24 *b*, 27 *b*, 29 *a* y 28 *b*, se observa que próximamente hacia su mitad existe un hinchamiento, o bien una separación más o menos pronunciada de sus dos ramas, visible clarísimamente en el núcleo (fig. 28 *b*). Estas figuras no pueden en manera alguna asimilarse a los cromosomas designados por GRÉGOIRE (1910) con los nombres de *chromosomes à châton* y *chromosomes en croix*, a pesar de su parecido. Porque en estos últimos, según demuestra el sabio citólogo de Louvain, los cromosomas de esta forma se originan a causa de que una de las dos ramas componentes, en vez de mantenerse yuxtapuesta a la otra, como es lo ordinario, gira hasta ponerse en la continuación de la otra rama; con lo cual, en vez de estar *yuxtapuestas*, resultan *encontradas, aboutées,* como dice GRÉGOIRE. En cambio, en nuestro caso se deduce, por la comparación con los subsiguientes estados, que esa abertura no es otra que la separación ordinaria de las dos ramas del cromosoma paquiténico; separación que comienza a iniciarse cuando aún no es posible distinguir los dos filamentos como distintos, por lo cual se produce un simple hinchamiento en el punto de separación (fig. 24 *b*). Más tarde se acentúa esta distinción (fig. 29 *a*), hasta que finalmente se completa (fig. 28 *b*). En esta figura puede verse además que no existe división transversal en los dos filamentos separados, como sería preciso que existiese si estos cromosomas se originaran como los cromosomas *en croix* de GRÉGOIRE. Por lo demás, este hecho de que la separación de las dos ramas componentes del cromosoma del espirema grueso sea más visible en la parte media del

cordón que en los extremos, es bastante general en las divisiones de maduración.

Un dato muy importante que debe investigarse en el estado que estamos describiendo es el referente al número de estas asas; pues cualesquiera que sean las hipótesis que se adopten para explicar el proceso reductor, todos los autores convienen en que en el estado de espirema grueso se encuentran los cromosomas en número mitad que el de cromosomas que se ven en el núcleo del período gonial (1). Si durante el período gonial y el leptonema se pudo contar el número de cromosomas, es necesario volver a contarlos en el paquinema, para ver si realmente han quedado reducidos a la mitad. Si en aquellos primeros estados no fué posible averiguar el número, es preciso hacerlo en el paquinema, para deducir el de cromosomas goniales y el de los del leptonema, en el supuesto de que las asas paquiténicas se engendran de la conjugación de los filamentos del leptonema (2). Desgraciadamente, en *Dendrocœlum* no nos ha sido posible averiguar directamente el número de asas en el paquinema. Ya dijimos que tampoco pudimos observar el período gonial, ni ver cuántos filamentos existen en el leptonema. La dificultad con que hemos tropezado para averiguar el número de asas proviene de la extremada longitud de las mismas, que cuando los núcleos están intactos se extienden por toda la cavidad, entrecruzándose de maneras muy variadas y expuestas a equivocación. Como los cortes los hemos hecho a 5 μ de grosor, lo más frecuente es que los núcleos hayan quedado divididos en dos partes y las asas estén seccionadas en varios trozos, siendo entonces imposible

---

(1) Ya hemos dicho que consideramos muy deficientes las observaciones de Stevens, que admite seis cromosomas en el ovogonio y tres, cuatro ó seis en el primer cito, y otros tres o seis en el segundo. Y advierte además que puede haber dos clases de ovocitos reducidos de tres y de seis cromosomas. No comprendemos qué reducción en número de cromosomas puede ser la que, existiendo seis cromosomas en el ovogonio, deja seis cromosomas en el primero y segundo ovocitos.

(2) No nos referimos en nuestra exposición a la existencia de complejos cromosómicos o a la de heterocromosomas en las células reproductoras.

hacer el recuento por la dificultad de poder atribuir a cada asa sus segmentos correspondientes. Así, las figuras 27 *a* y 27 *b* corresponden a los dos cortes en que ha quedado seccionada una célula; es imposible determinar con seguridad qué trozos corresponden a cada asa.

Hemos ensayado el siguiente procedimiento para encontrar el número de asas en estos núcleos. Medir con la mayor exactitud posible todos los trozos de asas contenidos en los diversos cortes de un mismo núcleo, teniendo en cuenta la distinta proyección con que se presentan a la observación a causa de sus inflexiones; sumar todas las longitudes halladas y dividir esta suma por la longitud del segmento más largo, suponiendo que el segmento más largo representa una asa completa. Los núcleos han de ser escogidos de entre los que tienen las asas más largas. Pero hemos tenido que dejar ese procedimiento por varios motivos. Primero, porque se funda en el supuesto (aunque muy probable) de que el segmento más largo es una asa completa; segundo, porque supone que todas las asas tienen la misma longitud, cosa que se ha comprobado ser inexacta en muchos casos por la existencia de cromosomas de longitud distinta; tercero, porque aun siendo originariamente de la misma longitud (como en nuestro caso), las asas no se desarrollan con un riguroso sincronismo, como lo prueban las mismas figuras 19 *b*, 27 *b* y 28 *b*, en las que se ve claramente que no se encuentran todas en el mismo momento de desarrollo, pues unas están aún con sus dos partes componentes separadas, cuando otras están ya formadas (fig. 19 *b*); unas se mantienen todavía indivisas, mientras que otras presentan evidentes hendiduras (fig. 29 *a*) y aun separaciones de sus dos partes (fig. 28 *b*); y en cuarto lugar, porque se trata de medidas que hay que hacerlas por micras y fracciones de micra, en fragmentos que no se proyectan siempre de plano, sino oblicuos o en la misma dirección del tubo del microscopio, habiendo de tener en cuenta a cada momento la distinta oblicuidad con que se proyecta el segmento que se mide. Quienquiera que haya intentado hacer medidas de esta naturaleza sabe la dificultad que entrañan y sobre todo la incertidumbre en que dejan. Della Valle (1912), en las medidas que hizo de los cromosomas

de *Salamandra* ensayó diversos procedimientos. Determinó esas longitudes sobre dibujos obtenidos con la cámara clara a 2.700 diámetros de aumento, sirvióse también de un curvímetro, y hasta llegó a intentar reproducir las diversas curvas y posiciones de los cromosomas por medio de un alambre delgado, flexible y no elástico, para lo que es excelente material el hilo de plomo, empleado en los cortacircuitos de las instalaciones eléctricas. De estos tres procedimientos, el que le dió mejores resultados fué el primero (que a primera vista parece el más inexacto), y el que peores el último.

En nuestras medidas hemos seguido el primer procedimiento, efectuándolas sobre nuestros dibujos, hechos a 2.000 diámetros de aumento. A pesar de que, como dejamos dicho, no tenemos entera confianza en el procedimiento para determinar el número de cromosomas, no podemos menos de manifestar la viva sorpresa que en nosotros produjo la primera vez que aplicamos el procedimiento, que fué precisamente a las figuras 27 *a* y 27 *b*, a causa del sorprendente resultado que obtuvimos, pues nos dió casi con rigurosa exactitud la existencia de ocho cromosomas (1). De todas maneras, el núcleo de la figura 29 *b*, que

---

(1) El asa más larga, que es la contenida en el corte de la figura 27 *b*, nos dió una longitud de 25,5 mm., como término medio de varias mediciones. Las otras cinco asas más largas contenidas entre los dos cortes nos dieron, respectivamente, 20,5, 20,5, 20,0, 19,0 y 16,5 mm. Sumando estas longitudes con las de los fragmentos menores, nos dió un total de 201,5 mm. Dividiendo esta cantidad por 25,5, que es la mayor longitud encontrada, da de cociente 8, tomado por exceso, con un residuo de 2,5. De manera que en el conjunto de medidas sólo faltaba una cantidad pequeña, muy excusable por las dificultades y causas de error que quedan apuntadas, para que resultasen con exactitud matemática ocho asas cromosómicas. Dividiendo ahora la longitud total, 201,5, por 8, resulta de cociente 25,2 para la longitud de cada cromosoma del paquinema. De manera que si en vez de tomar 25,5 mm. como máxima longitud del asa que nos sirvió de punto de partida, hubiésemos tomado 25,2 mm. (¡error de sólo tres décimas de milímetro!), el cálculo hubiese resultado exactísimo. Traduciendo esos datos en micras, resulta para la longitud de cada asa 12,6 μ; para la longitud total 100,75 μ, y el error que hemos cometido en la medida del asa más larga es $\frac{0,3 \text{ mm.}}{2000} = 0,00015\ \mu$.

parece bastante entero y nutrido, contiene nueve asas, pero con la particularidad de que dos de ellas son notablemente más cortas que las restantes, y por consiguiente, bien pudieran ser dos segmentos de una misma (1).

Podemos, por lo tanto, admitir con bastante seguridad que *el número de cromosomas del paquinema en «Dendrocœlum lacteum» es ocho.* Y encontrándose en estos núcleos el número ya reducido, deduciremos que *el número de cromosomas en el ovogonio es diez y seis.*

El estudio de la espermatogénesis nos ha permitido contar ocho cromosomas en el paquinema y ocho también en la metafase I. Tenemos, pues, una nueva prueba para admitir este mismo número en la ovogénesis.

Estos núcleos paquiténicos en que comienza el desdoblamiento longitudinal, y los del leptonema que quedan también descritos, «se confirman mutuamente en el procedimiento de verificarse la reducción numérica de los cromosomas por parasindesis pseudomeiótica». (Bordás, 1920, pág. 58.)

El nucléolo no falta nunca en el paquinema que hemos estudiado. Ya en los núcleos más primitivos de este estado (fig. 19 *b)* es grueso, esférico, sin vacuolas y colocado todavía a un lado de la cavidad junto a la membrana. Su volumen es casi igual al que tiene en los núcleos leptoténicos (fig. 14), o un poco mayor; de manera que, como ya hemos dicho anteriormente, es indudablemente continuación uno de otro y no formado *ex novo*. Algunos son ya notables por su tamaño (fig. 27 *a*). En los últimos tiempos del paquinema se aparta de la membrana, corriéndose hacia el centro de la cavidad (fig. 29 *a)* (2).

El protoplasma se conserva finísimamente granujiento: au-

(1) Como particularidad muy notable haremos notar que el asa más larga de este núcleo mide aproximadamente 12,0 μ de largo; longitud que se diferencia solamente en 0,6 μ de la encontrada para la del núcleo de la figura 20.

(2) Aunque en algunas figuras aparece el nucléolo como lobulado (fig. 27 *a*), hemos de advertir que eso es sólo un recurso técnico para dar a entender que los cromosomas pasan por encima y muy próximos al nucléolo. Pero en realidad es esférico.

menta el número de inclusiones periféricas (figs. 24 *b* y 28 *b*), aunque escasamente. Esta escasez de inclusiones es un carácter que conserva el ovocito durante toda la profase y aun después; pues el alimento del embrión se lo proporcionan las células lecíticas en que queda envuelto durante su paso por el oviducto y mientras permanece en las cavidades donde se detiene antes de la puesta.

En el seno del protoplasma se observa ya la presencia de uno o dos centrosomas (fig. 20) y la de unas formaciones espumosas (figs. 28 *b* y 29 *a*) en contacto con la membrana nuclear. De estas particularidades del protoplasma hablaremos aparte más adelante.

El ovocito comienza a manifestar el crecimiento especial que caracteriza a éste y a los siguientes estados de las cinesis de maduración.

Las dimensiones de estas células son las siguientes:

Fig. 20: diámetro mayor de la célula, 13,8 μ; diámetro mayor del núcleo, 9,5 μ.

Fig. 19 *b:* diámetro mayor de la célula, 15,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 10,5 μ.

Fig. 22: diámetro mayor de la célula, 24,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 12,0 μ.

Fig. 26: diámetro mayor de la célula, 15,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 10,0 μ.

Fig. 25 *a:* diámetro mayor de la célula, 18,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 10,0 μ.

Fig. 27 *b:* diámetro mayor de la célula, 28,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 15,0 μ.

Fig. 29 *b:* diámetro mayor de la célula, 20,5 μ; diámetro mayor del núcleo, 12,5 μ.

Fig. 28 *b:* diámetro mayor de la célula, 23,5 μ; diámetro mayor del núcleo, 13,0 μ.

III. — ESTADOS POSTPAQUITÉNICOS

El período que sigue al espirema grueso o paquinema comprende los estados por los cuales pasan los cromosomas hasta constituirse en los cromosomas definitivos que se han de colocar

en el ecuador de la figura acromática durante la metafase I. Dos etapas principales comprende este período: primeramente toda la célula-huevo aumenta de volumen, y los cromosomas, que también crecen, se distienden por la cavidad nuclear; después viene una rápida concentración de la substancia cromatínica, y los cromosomas disminuyen su volumen de una manera considerable, hasta quedar reducidos a un tamaño mucho menor que el de las asas del paquinema, y casi igual al que tenían los cromosomas goniales en el momento de la metafase de la última división. La colorabilidad de los mismos llega al máximum en esta segunda etapa.

Estrepsinema. — Desdoblamiento longitudinal. — El *estrepsinema,* conocido también con el nombre de *espirema distendido,* se caracteriza porque las dos ramas constitutivas del cromosoma del núcleo paquiténico (figs. 21 a 29) se separan una de otra, conservando, sin embargo, mutuos cruzamientos y enlaces, cada vez más escasos, que son reminiscencia de los numerosos que los enlazaban durante el estado del espirema grueso. Ya hemos visto que en el núcleo de la figura 28 *b* es muy visible la separación fenestrada incipiente que experimentan los dos filamentos. Como indica Della Valle, las torsiones helicoidales que presentan los cromosomas durante la profase van siendo en menor número a medida que la profase avanza, tendiendo a adoptar la línea recta. De manera que la disminución de longitud va acompañada de la pérdida de torsiones. Aunque Della Valle se refiere principalmente a la profase somática, vemos aquí que esto es precisamente lo que tiene también lugar en la profase de reducción que examinamos. Así, por ejemplo, el filamento casi recto que se ve en la célula de la figura 40 *b* tiene ya muy pocas torsiones, dos o tres a lo más; pues bien: su longitud es aproximadamente 12,5 μ, igual a la de las asas del paquinema (fig. 27 *b*). Este resultado parece a primera vista en contradicción con lo que estamos diciendo. Pero si se tiene en cuenta que en las asas del paquinema dicha longitud es con numerosas torsiones, y aquí en cambio sin ellas, se deduce evidentemente que el cromosoma ha disminuído en una longitud igual a la diferencia

entre la longitud del conjunto de vueltas helicoidales y la del eje de la espiral.

La separación de las dos ramas por la pérdida de las torsiones es muy visible en la figura 30, en la cual se ve que las dos ramas siguen paralelas en gran parte de su trayecto. Esta separación es mucho más acentuada en la porción media que en los extremos; fenómeno muy comúnmente observado, y que nosotros hemos podido también comprobar en las profases de maduración, masculina y femenina, de la *Sagitta bipunctata*. Unas veces los dos filamentos permanecen todavía unidos en el extremo del asa, mientras que en otras ocasiones se separan, dando a dicho extremo una forma bifurcada. En este mismo núcleo se ven los dos casos.

Según SCHLEIP, la división longitudinal del paquinema en *Planaria gonocephala* tiene lugar porque los microsomas más gruesos (1) se dividen longitudinalmente en la dirección del eje del asa, mientras que los más pequeños permanecen todavía indivisos. De aquí la alternancia de porciones abiertas y cerradas que se ven en el asa cromosómica al comenzar el estrepsinema. En nuestro caso hemos podido comprobar que no es eso lo que sucede. En *Dendrocœlum* son los filamentos de la sindesis los que vuelven ahora a reaparecer en el desdoblamiento longitudinal. MATTIESEN también dice que el cordón del paquinema se hiende longitudinalmente por algunos puntos, mientras que por otros se conserva unido, originándose con esto una serie de anillos colocados en cadena. Más adelante estas cadenas se fraccionan transversalmente en segmentos por los puntos que quedaron indivisos (2). Tampoco encontramos estas disposiciones en *Dendro-*

(1) SCHLEIP da el nombre de *microsomas* a los gránulos de cromatina. Nosotros damos este nombre a los finos gránulos que comunican al protoplasma un aspecto granujiento: esta es la acepción en que lo usó HANSTEIN (1880).

(2) «Im demselben [Spiremstadium, el estrepsinema incipiente] tritt hierauf eine Längsspaltung des Chromatinfadens auf. Bemerkenswert hierbei ist, dass in ziemlich regelmässigen Abständen diese Spaltung unterbleibt, so dass aus jedem Teilstücke des Fadens eine mehr oder weniger regelmässige Kette entsteht..... Ferner sind die Kettenglieder

cœlum. Las figuras 32 y 33 reproducen dos núcleos en los que se ven claramente las cadenas de anillos mencionadas por MATTIESEN. Es evidente que no existen tales anillos; pues lo que aparece como tal son simplemente las dos espirales de los filamentos, que, al separarse una de otra, producen una figura de anillo; y al pasar una por encima de la otra, hacen la ilusión de que allí no existe separación, correspondiendo a las partes indivisas de la cadena. MATTIESEN ha encontrado algunas veces que el anillo del extremo de la cadena está abierto. Esto mismo puede observarse en numerosos núcleos (figs. 30, 32, 33, 36, 37, etc.), y es muy natural, ya que esa bifurcación, como queda dicho, no es otra cosa más que los extremos de los dos filamentos que forman el asa. Las roturas que se ven con frecuencia a lo largo de los filamentos, y a las que tanta importancia da MATTIESEN y que SCHLEIP dibuja también en sus figuras sin atribuirles la menor importancia, no son, a nuestro modo de ver, más que efectos de la técnica (1). Si fuesen realmente divisiones transversales de los cromosomas que interviniesen en el fenómeno reductor deberían encontrarse con más regularidad, y sin embargo el mismo MATTIESEN confiesa que ese fraccionamiento es muy desigual e incierto. Una de tales roturas puede verse en la misma figura 33, en el cromosoma que está en la parte inferior, fuera de la célula, y que hemos dibujado expresamente aparte para mayor claridad. Su posición en el interior del núcleo está determinada por el nucléolo adyacente.

Esos enlaces que guardan aún las dos partes constitutivas del asa estrepsiténica van siendo cada vez más laxos (figs. 31, 34 y 39), hasta que por fin llegan a desaparecer casi por completo. Las dos

---

bei *Dendrocœlum* etwas kleiner und bleiben länger in ihrem Zusammenhange, warend sie bei *Planaria* in der Regel fast schon während ihrer Bildung, jedenfalls noch vor der später zu besprechenden Vierergruppenbildung, sich in grösseren oder kleineren Gruppen voneinander ablösen..... Die Bruchstücke verteilen», etc. (Pág. 289.)

(1) SCHLEIP advierte expresamente que, sobre todo los preparados teñidos con hematoxilina férrica, muestran esas roturas en los filamentos, mientras que los coloreados con hematoxilina de Böhmer se presentan siempre continuos. (Pág. 368.)

ramas se apartan una de otra (fig. 37), siendo a veces difícil y aun imposible en núcleos muy avanzados reconocer las dos ramas que formaban el par correspondiente en el paquinema (fig. 40 *a*). Únicamente la persistencia de ciertos filamentos que hasta el fin del estrepsinema (figs. 40, 41 y 43 *b*) siguen conservando ciertas relaciones de mutua dependencia, y los aparejamientos que más adelante encontraremos en los cromosomas diacinéticos, nos dan derecho a admitir que las dos ramas que forman el asa del espirema distendido no se separan una de otra de una manera total y definitiva.

El movimiento que hacen algunas ramas es tan pronunciado, que en ocasiones quedan cruzadas unas con otras. El núcleo en estos casos se presenta como desordenado por completo, como si las ramas no guardaran entre sí relación alguna. Pero se encuentran núcleos como los de las figuras 29 *c*, 24 *d*, 23 *c*, 36, 37 y otros muchísimos que abundan en el ovario, que establecen insensiblemente el tránsito desde aquéllos, en los que se conservan aún estrechas y visibles relaciones entre las dos ramas del estrepsinema, hasta éstos (figs. 25 *b* y 43 *a*), en los que no es posible reconocerlas.

Durante todas estas transformaciones del núcleo, los filamentos han aumentado muy poco en grosor con respecto a los del leptonema (figs. 12, 13 y 14). Sus contornos son algo irregulares, sin llegar a estar verdaderamente erizados. Mattiesen advierte que son finamente crispados *(fein gekräuselt)*.

El nucléolo no falta nunca en ningún núcleo del estrepsinema. Si en alguna de nuestras figuras no está presente, proviene de que ha quedado en otro corte de la misma célula. En algunas ocasiones su volumen es verdaderamente considerable (figs. 24 *c* y 25 *b*). Se tiñe intensamente en negro con la hematoxilina férrica de Heidenhain. Pero durante este estado, y sobre todo al aproximarse a la diacinesis, el nucléolo sufre importantes transformaciones muy dignas de ser conocidas.

Al principio del estrepsinema se presenta enteramente homogéneo como en los anteriores estados; lo único que llama la atención es su mayor volumen. Mas a medida que avanza el desarrollo, se forman en el interior del nucléolo una o varias vacuolas

que toman con la hematoxilina un color azulado, mucho más claro que el resto. Cuando es una sola, la vacuola se encuentra en el centro, como si el nucléolo estuviese formado por un grano central rodeado de otra substancia distinta. Pero hemos observado que en algunas ocasiones la vacuola central está en comunicación con el exterior por medio de un corto canal que se ensancha hacia afuera en forma de embudo. Se ve también que cuando el nucléolo sólo contiene esta vacuola central, se encuentra con frecuencia adherido o muy próximo al mismo otro nucléolo de menor tamaño que se tiñe intensamente en negro por la hematoxilina. Las vacuolas van aumentando, repartiéndose por todo el nucléolo grande, y aceleran su degeneración. Estas vacuolas se colocan casi siempre en contacto con la misma superficie del nucléolo; y si la orientación es tal que la vacuola venga a caer en el borde de la imagen (posición muy favorable a la observación), se ve que la vacuola hace realmente un entrante hacia el interior del nucléolo, como si éste se hubiese vaciado un poco, o como si la substancia que forma la vacuola hubiese sufrido una pequeña contracción. Cuando el nucléolo grande contiene vacuolas, siempre se encuentra próximo al mismo el nucléolo pequeño, que, lejos de vacuolizarse, aumenta de volumen y colorabilidad. Finalmente, el nucléolo grande queda todo uniforme, pero su colorabilidad ha disminuído grandemente, tiñéndose sólo con la intensidad con que lo hacían sus vacuolas, o mejor dicho, parece que la substancia que llenaba las vacuolas ha invadido por fin toda su masa.

Todas estas particularidades indican, sin duda, que el nucléolo está compuesto, por lo menos, de dos clases de substancias fundamentales, que corresponden a las substancias basífilas y oxífilas encontradas por diferentes autores (Obst, Guenther, Hatai) en los nucléolos. Schneider (1883), además, afirma que en *Klossia octopinia* existen dos clases de nucléolos, unos grandes y otros pequeños; y añade que los pequeños son porciones de la substancia más interna de los grandes, y que son expulsados al exterior por los poros de la parte cortical de estos últimos. Eso mismo es precisamente lo que sucede en los nucléolos en *Dendrocœlum lacteum*. En un principio son enteramente homogéneos

en apariencia; más adelante viene una diferenciación de las dos substancias, formándose la vacuola central a causa de haber sido expulsado al exterior el centro formado por substancia diferente del resto. Una prueba de esa expulsión está en el hecho de que el pequeño nucléolo se encuentra, al principio, en contacto con el grande. Mc-Gill (1906) describe un hecho idéntico en los huevos de *Plathemis lydia* durante la ovogénesis. Según este autor (opinión que comparten también otros muchos autores, como Obst y Schneider), estas dos substancias que componen el nucléolo son una de ellas basífila y la otra oxífila. La oxífila es la que se desprende en forma de grano durante el tiempo de mayor metabolismo del estado de crecimiento, al mismo tiempo que el nucléolo mayor, que es basífilo, se vacuoliza, tomando, como dice Mc-Gill, el aspecto de un panal *(honey-combed)*. Este autor ha sorprendido el momento mismo del desprendimiento, y ha observado que el nucléolo pequeño se desprende en forma de gota alargada, indicio de la viscosidad de su substancia. Eso mismo hemos podido observar en *Dendrocœlum*. Con la triple coloración de Flemming el nucléolo pequeño se tiñe de azul y el grande toma un color rojo claro. Danchakoff (1916) dice también, hablando del huevo del erizo de mar, que algunos nucléolos que pierden gradualmente su reacción basífila, manifiestan una notable vacuolización, llenándose las vacuolas de una substancia menos basífila. La cromatina, que se desprende, es expulsada finalmente al citoplasma.

En la figura 44 hemos dibujado esta serie de cambios. Todos están tomados de diferentes preparaciones de un mismo ejemplar de *Dendrocœlum*. En estas figuras puede verse cómo el grueso nucléolo sólido en un principio *(a)* comienza por formar un saliente en su superficie *(b)*, que más tarde se resuelve en un verdadero nucléolo de menor tamaño *(c)*, que podremos denominar nucléolo hijo. En el interior del grande queda una vacuola. Cuando el pequeño nucléolo se ha desprendido y si es favorable la orientación del grande, se distingue perfectamente el canal embudado por donde se realizó la expulsión *(d)*. Pero no es uno sólo, sino varios, los nucléolos hijos que se pueden desprender del mayor, pues cuando éste ya posee la vacuola cen-

tral con su canal se ve formarse de nuevo un saliente *(e)*, que acaba también por desprenderse *(f)*. Así resulta que el nucléolo mayor va llenándose sucesivamente de vacuolas *(g* y fig. 48 *a)*, desprendiéndose más nucléolos hijos *(h, i)*, hasta que queda vacío de substancia y con el tinte general propio de las vacuolas, al desprenderse el último nucléolo hijo *(k)*. Todos estos fenómenos y figuras concuerdan perfectísimamente con los observados por Schneider (1883) en *Klossia octopinia*. En el último estado se observa a veces que en el centro del nucléolo grande degenerado aparece una nueva formación que tiene el aspecto de un nuevo nucléolo hijo, pero cuyo centro es muy brillante *(l* y fig. 52); parece enteramente vacío, a causa de su fuerte refringencia, como sucede en las gotas microscópicas de grasa. No sabemos si eso es la formación del último nucléolo hijo, como parece probable. Por fin, hasta en ese mismo estado de degeneración en que ha quedado el nucléolo grande se forman nuevas vacuolas *(m* y figura 53), que van fundiéndose en una sola *(n)* que acaba por llenar toda la cavidad. El nucléolo queda así reducido a una membrana que hemos encontrado muchas veces arrugada y adherida interiormente a la membrana nuclear en los últimos tiempos de la diacinesis (figs. 50 y 57 *c)*. En el núcleo estrepsiténico se encuentran en consecuencia varios nucléolos de diferente tamaño *(o* y figs. 46, 49 y 58 *d)*.

Danchakoff (1915) ha comprobado también en los nucléolos del huevo del erizo de mar la existencia de una vacuolización del nucléolo. Las vacuolas pierden su reacción basífila y se rellenan de otra substancia de reacción básica menos acentuada (1).

El protoplasma no sufre alteración alguna notable en su aspecto general. Los granos del vitelo han aumentado muy poco en número y tamaño, y se encuentran casi exclusivamente en la periferia de la célula, próximos a la membrana. La figura acromática y la formación espumosa siguen su evolución particularizando más sus detalles.

---

(1) «Some of the nucleoli, which gradually lose their basophilic reaction, manifest a striking vacuolisation, the vacuoles being filled by a less basophilic substance.» (Pág. 564.)

Las células de este estado predominan hacia el interior del ovario. Su volumen ha aumentado, sobre todo en aquellas que se encuentran sueltas y más hacia el centro. Las dimensiones de algunas son las siguientes:

Fig. 30: diámetro mayor de la célula, 25,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 12,5 μ.

Fig. 32: diámetro mayor de la célula, 24,5 μ; diámetro mayor del núcleo, 14,0 μ.

Fig. 24 *c:* diámetro mayor de la célula, 26,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 14,0 μ.

Fig. 39: diámetro mayor de la célula, 21,5 μ; diámetro mayor del núcleo, 11,5 μ.

Fig. 25 *b:* diámetro mayor de la célula, 19,5 μ; diámetro mayor del núcleo, 12,5 μ.

Fig. 40 *b:* diámetro mayor de la célula, 28,5 μ; diámetro mayor del núcleo, 15,5 μ.

Fig. 41: diámetro mayor de la célula, 25,0 μ; diámetro mayor del núcleo, 13,0 μ.

Segunda contracción. — Desde que se inicia en el paquinema (fig. 28 *b)* la separación de las dos ramas que constituyen las asas, tienen lugar en cada una varios fenómenos, que dan por resultado la formación definitiva de los cromosomas metafásicos. Estos fenómenos o transformaciones son cuatro principalmente; a saber: acortamiento de los filamentos, aumento en grosor, concentración de la cromatina y depuración de la misma con desprendimiento de una determinada cantidad de su substancia. Durante el estado del estrepsinema estos fenómenos son poco notables, pues se realizan con escasa actividad, excepto la disminución de longitud y consiguiente desaparición de las vueltas helicoidales, que parece ser el principal trabajo que se lleva a cabo durante el espirema desdoblado. Pero tan pronto como se llega al término de este estado, determinado por la desaparición completa de las espirales (fig. 43 *b)*, las dos ramas emigran hacia la periferia del núcleo, poniéndose en contacto con la membrana nuclear (figs. 45 *a* y 45 *b)*. Allí quedan tan próximas a la membrana, que estos núcleos son de los más difíciles de descifrar, pues

en muchas ocasiones parece que los cromosomas han desaparecido, o sólo es posible distinguir muy pequeñas porciones de los mismos. Esta emigración periférica ya fué notada por MATTIESEN y sobre todo por SCHLEIP (1). En algunas ocasiones se puede afirmar positivamente que las ramas están colocadas por pares y cercanas por sus extremos, que se superponen un poco, como se ve en las mismas figuras anteriormente citadas. El interior del núcleo no queda libre de cromatina, como dice SCHLEIP, sino que se acentúa cada vez con mayor abundancia la presencia de unas ligeras nubes formadas por granos muy diminutos, que se tiñen por la hematoxilina férrica con la misma intensidad que la cromatina, y que parecen desprenderse de los cromosomas y del nucléolo o nucléolos (figs. 45 *a*, 45 *b*, 46, etc.); pues ya hemos dicho que durante el estrepsinema (y lo mismo continúa verificándose durante la segunda contracción) el nucléolo primitivo da origen a varios otros nucléolos hijos. Los cromosomas han disminuído mucho en longitud: de 12,5 μ que miden en estado del estrepsinema (fig. 40 *b*), pasan ahora a 6,5 μ aproximadamente. Pero en cambio ha tenido lugar una mayor concentración de la cromatina, que toma con mayor avidez los colorantes. Como advierte DELLA VALLE (2), esta mayor concentración es debida a que la estructura micelar del cromosoma primitivo va paulatinamente pasando a estructura continua y maciza.

Los cromosomas llegan al límite de esta segunda contracción afectando formas que a primera vista se tomarían por los *gemini* definitivos de la metafase (figs. 48 *a* y 48 *b*). Su longitud media es

---

(1) «Alle Chromatinfäden rücken an die Oberfläche des Kerns und legen sich ihr dicht an, während das Kerninnere gar kein Chromatin mehr enthält.» (Pág. 368.)

(2) «Il fatto è perfettamente concepibile dal punto di vista fisico; ed è specialmente da ricordare in proposito la progressiva diminuzione di volume per contrazione lenta che si verifica nei coaguli che si possono produrre sotto forma in primo tempo voluminosa nei colloidi. La spiegazione di questo fenomeno, come è noto, viene riportata al progressivo confluire delle particelle incompletamente fuse, anche nell'interno della loro compagine, non essendo la loro struttura continua, ma, come si suol dire, micellare.» (Pág. 209.)

de 2 a 3 μ. Las dualidades que forman son perfectamente visibles, por cuanto las parejas comienzan a iniciar un movimiento para apartarse de la membrana nuclear. Son evidentes los ocho cromosomas: las dos ramas de cada uno están de ordinario cruzadas. Una pareja de la figura 48 *b* apenas es visible porque las dos ramas están aún próximas a la membrana y se proyectan de frente como dos puntos.

La *segunda contracción* podemos decir que, aparte de la sucesiva disminución de volumen de los cromosomas, está caracterizada por la retirada de los mismos hacia la periferia del núcleo hasta ponerse en contacto con la membrana.

Diacinesis. — Durante el último estado de la profase citaria los cromosomas sufren profundas transformaciones hasta que se constituyen en los *gemini* definitivos. Comienzan por apartarse de la membrana nuclear y se extienden de nuevo por toda la cavidad (figs. 46, 47, 50 y 51); su estructura vuelve a manifestarse poco compacta, y por este motivo aumenta el volumen aparente de los mismos. Los cromosomas, cuyos contornos eran bastante lisos y determinados en estados precedentes (figs. 48 *a* y 48 *b*), pierden ese aspecto y aparecen formados por dos ramas gruesas (figs. 50 y 51) de contornos algo irregulares, cuyos extremos montan uno sobre otro o están en contacto. En la cavidad nuclear se forman cada vez más densas las nubecillas de gránulos de cromatina, que sin duda alguna están en contacto con los cromosomas y probablemente se desprenden de ellos. A medida que se apartan de la membrana nuclear, los cromosomas se extienden por la cavidad (figs. 52, 53, 54 y 55), y permiten reconocer en la mayoría de los casos las dos ramas que los forman perfectamente relacionadas una con la otra, unas veces próximamente paralelas (fig. 52), o diversamente enlazadas (fig. 53), o arrolladas con vueltas poco regulares (fig. 54); otras veces casi en prolongación una de otra, o formando anillos, rombos, figuras de ocho más o menos perfectas, etc. (fig. 55). Una particularidad hay que advertir en todos estos cromosomas, y es que la estructura de sus ramas no es homogénea, sino que por de pronto la cromatina se acumula en mayor cantidad en puntos determinados, lo cual con-

tribuye en alto grado a producir el aspecto irregular de estos elementos, y al principio es la causa principal visible de esta irregularidad. Pero, además, en esta fase de la diacinesis se comienza a ver que las porciones del cromosoma, en las que la cromatina queda en menor cantidad, toman nuevamente un aspecto esponjoso, como si en esos lugares el cuerpo del cromosoma se desintegrara y fuese perdiendo parte de su substancia. Este fenómeno va aumentando de un modo progresivo, de manera que en núcleos posteriores parece que las ramas quedan deshechas y rotas en diversos trozos, cuya pertenencia a un solo y mismo cromosoma únicamente puede deducirse de la orientación de los fragmentos en línea recta o quebrada. La figura 56 representa todo el contenido cromático visible de un mismo núcleo cortado en tres secciones por el microtomo; los cromosomas *a*, *b* se encuentran en el primer corte, los *c*, *d*, *e*, *f* en el segundo, y los *g*, *h* en el tercero. En este núcleo el cromosoma *h* está fraccionado en varios trozos, que se ven completamente aislados. No creemos, sin embargo, que así suceda en la realidad, sino que más bien consideramos esto como un efecto de la técnica o de la coloración empleada, pues ya hemos advertido con palabras de Schleip que la hematoxilina férrica de Heidenhain hace aparecer en los elementos cromosómicos roturas que no se ven con la hematoxilina de Böhmer. De todas maneras, aun cuando esas roturas fuesen realmente efecto de algún reactivo, siempre serían una prueba de la menor resistencia en esos puntos y, por consiguiente, una confirmación de la estructura floja y esponjosa en esas partes, que en otros cromosomas de ese mismo núcleo *(a, c, e, f)* es todavía visible. Esta estructura es muy evidente en el núcleo de la figura 57, cortado también en tres secciones. Puede además observarse aquí que la substancia cromatínica tiene gran tendencia a acumularse de un modo especial en la parte media del cromosoma, que es el punto de contacto de las dos ramas que lo forman. De los ocho cromosomas, cinco de ellos tienen ese modo de presentarse. Se podría sospechar que efectivamente la concentración de la cromatina tiene lugar hacia ese punto, mientras que el resto de cada rama va quedando más pobre en substancia, y que aquí se lleva a cabo más rápidamente un fenó-

meno de disolución. En este sentido podríamos hablar de nucleína residual y nucleína persistente (*nucléine résiduelle* y *nucléine à tronçons persistants,* como dice SCHOCKAERT), pero no en el sentido expresado por MATTIESEN, que quedó expuesto en páginas precedentes.

A causa de esa sucesiva pérdida de substancia, los cromosomas van disminuyendo de volumen (figs. 58 *a, b, c, d* y *e*) y llegan a un tamaño muy inferior al que tenían al comenzar la diacinesis. Finalmente, las dos ramas de cada uno vuelven a aproximarse mutuamente y dan origen a los anillos más o menos perfectos que marcan el término de la diacinesis. Los cromosomas tienen gran parecido con los observados en la diacinesis tanto de animales como de vegetales. Durante estos dos últimos estados, segunda contracción y diacinesis, el fondo del núcleo se encuentra sembrado de bastantes nubecillas o agrupaciones de gránulos de cromatina, desprendidos sin duda de los cromosomas, que depuran de esta manera su substancia. En el estado de las figuras 59, 60 y 61 el interior del núcleo está enteramente libre de esos gránulos. Según el parecer de muchos autores, que juzgamos muy aceptable, tales gránulos se disuelven en el jugo nuclear, y atravesando por ósmosis la membrana del núcleo, se mezcla su substancia con el citoplasma; según otros, dichos gránulos atraviesan mecánicamente la membrana.

SCHLEIP observó también la formación de estos anillos en *Planaria gonocephala* después de un crecimiento posterior a la segunda contracción. En cuanto a MATTIESEN, no podemos adivinar a cuáles de sus figuras corresponden las nuestras, pues además de que dicho autor las especifica muy poco en el texto, sus dibujos no pueden indicarnos nada en ese sentido, ya que, como él mismo advierte, se ha servido de diferentes microscopios y combinaciones ópticas, y no señala, por este motivo, ningún dato acerca del aumento a que están hechos.

Durante estos dos últimos estados el nucléolo o nucléolos han ido siguiendo la evolución que hemos descrito anteriormente, resolviéndose, tanto el primitivo nucléolo como los derivados, en multitud de agrupaciones granulares que están diseminadas por la cavidad nuclear y que acaban por desaparecer. Este fenómeno

ha sido observado también por MARÉCHAL (1909) en la ovogénesis de los Selacios. Encuentra dicho autor el nucléolo o nucléolos tan alveolizados, que los compara a una espumadera; otros están vacíos con vacuolas grandes o una infinidad de pequeñas; algunos han palidecido sin mostrarse vacuolizados (1). Más adelante los nucléolos se resuelven en granitos y filamentos muy poco coloreados que finalmente se disuelven, pasando su substancia al citoplasma.

La membrana nuclear presenta grandes arrugas y repliegues que contribuyen a que su contorno sea muy irregular. Las arrugas más pronunciadas comienzan siempre a manifestarse en los puntos ocupados por los centrosomas (figs. 45 *a* y 45 *b*). A veces hay repliegues que se introducen profundamente en la dirección de un diámetro a lo largo del núcleo, de tal manera que casi dividen la cavidad en dos por un tabique (figs. 57 *a*, 57 *b* y 57 *c*).

En el seno del protoplasma continúa desarrollándose la figura acromática.

Las inclusiones aumentan muy poco con respecto a los estados precedentes. Únicamente en la periferia del ovocito se observa un pequeño aumento en cantidad y volumen de los granos esféricos.

Además de estos núcleos diacinéticos hasta aquí descritos, hemos observado otros cuya conexión con los anteriores no hemos podido establecer de una manera clara, gradual e insensible. Nos referimos a los representados en las figuras 62, 63 y 64. Los cromosomas tienen todos los caracteres de los *gemini* clásicos de la metafase. Están formados por dos bastoncitos que se cruzan de diferentes maneras o están en contacto por un extremo, formando una V. Esta figura se ve perfectamente en los cromosomas del núcleo de la figura 62, en cuya parte superior hay dos cromosomas de dos ramas cada uno (2).

---

(1) «..... troués comme une écumoire; d'autres, creusés de grandes vacuoles ou d'une infinité de petites; son devenus extremément pâles; quelques uns ont pâli sans se montrer vacuolisés: c'est le fait de très petits nucléoles groupés en amas de quatre, six, dix ou plus.» (Pág. 121.)

(2) En el medio de esta misma figura se encuentra otro conjunto del que no podemos determinar si se trata de un solo cromosoma o de dos;

El principal obstáculo que dificulta el relacionar con seguridad estos cromosomas con los anteriores es la forma verdaderamente especial del conjunto de la célula, que nos pone en incertidumbre sobre si estas células son enteramente normales o están algo alteradas. No solamente la membrana nuclear está arrugada por completo de una manera extraordinaria, sino que el contorno de la célula se presenta también muy irregular, y el contenido protoplasmático es muy claro y escaso y de un aspecto muy diferente del de los estados anteriores. Por otra parte, no hay ninguna otra razón para sospechar de la perfecta normalidad de dichos ovocitos, pues el ovario en que se encuentran está perfectamente sano, sin ninguna señal de degeneración, ni de alteración por los reactivos. Además, los ovocitos degenerados descritos por Schleip tienen un aspecto muy diferente. El lugar que ocupan estos ovocitos de que estamos hablando es exactamente el que les corresponde por el grado de evolución que han de tener en el supuesto de que sean normales: se encuentran en la parte del ovario más cercana a la entrada de la trompa, próximos a introducirse en ella para la puesta. Y como, según Stevens (1904), la primera anafase de maduración tiene lugar veinticuatro horas después de la puesta, se deduce que estos ovocitos están a punto de formar la primera figura acromática, que se observa en el ovocito cuando se encuentra en el oviducto o dentro del antro genital. Y es evidente que la forma de los cromosomas de estas figuras 62 y siguientes es la de los cromosomas metafásicos.

Por último, cuando los cromosomas se encuentran envueltos entre las numerosas fibras del huso, pero sin formar todavía la placa ecuatorial, aunque cercanos a la misma, adoptan las conocidas figuras de anillos formados por dos partes, dos trozos pa-

---

cada una de las ramas de la V está evidentemente bifurcada, originándose de este modo una V de ramas dobles. Si se trata de un solo cromosoma, esa bifurcación de cada rama es la hendidura de la división II, que se presenta prematuramente, como ocurre con frecuencia en las cinesis de maduración. Pero dado el grosor de cada una de las ramas de esa V doble, y comparándolo con el de los otros cromosomas, parece más probable que se trata de dos cromosomas que casualmente se encuentran formando un grupo, como el de la parte superior de la misma figura.

ralelos, rectos o doblados en ángulo, etc. (fig. 65 *a*). Este es el último estado en que hemos podido examinar el desarrollo de los cromosomas durante la profase de maduración en *Dendrocœlum lacteum*.

Del nucléolo en esta última etapa no queda más que una vesícula pálida medio oculta a veces entre los pliegues de la membrana nuclear y adherida a ella. En algunas ocasiones esta vesícula está también aplastada como una pelota vacía; lo cual demuestra que el nucléolo posee, por lo menos en este estado, una membrana propia.

La membrana nuclear presenta en su cara interna una finísima granulación, último residuo de las nubecillas granulosas que se encontraban en la cavidad.

En algunos ejemplares de *Planaria*, que nos han servido de término de comparación, hemos encontrado unos cromosomas próximos ya a la metafase, de formas parecidas a los observados en *Dendrocœlum*, pero de tamaños muy distintos. Los de la figura 66 tienen sus dos ramas arrolladas en espiral. Existe todavía el nucléolo, aunque muy vacuolizado. Los de las figuras 67 *a* y 67 *b* proceden de un ovocito cuya membrana nuclear ya ha desaparecido. Están asimismo formados por dos ramas más o menos enlazadas.

La figura acromática. — Los centrosomas comienzan a dejarse ver bien distintos cuando el ovocito se encuentra en el estado del estrepsinema. Su presencia queda siempre denunciada al principio por sólo una zona clara en la cual no siempre es posible distinguir los pequeñísimos puntos esféricos que representan el corpúsculo central o centriolo. En estados anteriores al estrepsinema también hemos visto en algunas ocasiones esa zona clara característica, pero muy pequeña y con un punto muy diminuto en el centro de la misma (fig. 20). En estos casos la zona se reduce a un círculo de reducidas dimensiones con escasas fibras algo onduladas o rectas (fig. 25 *b*) que parten del mismo. En el estrepsinema aparecen bien claras y determinadas las dos esferas atractivas o centrosferas alrededor de cada centriolo (fig. 40 *a*). En estas centrosferas no se observa ninguna clase de

fibras radiantes ni coronas de granos, de modo que no es posible hablar aquí de una zona cortical y otra medular. Según varias veces se ha comprobado, existe primeramente un solo centriolo en cada célula, el cual se multiplica por división, dando así origen a su congénere. La centrosfera sigue esa misma suerte; y cuando las dos centrosferas derivadas no se han separado todavía enteramente, forman entre ambas una figura alargada más o menos elíptica (fig. 40 *b*).

Formando ángulos de 90° con el punto en que están las centrosferas se encuentran dos porciones diferenciadas de protoplasma, colocadas en los polos opuestos del diámetro mayor del ovocito, que en este estado suele ser elipsoidal. Estas formaciones, que al principio son como dos casquetes adheridos al núcleo (figs. 28 *b*, 29 *a*, 32, 23 *c*, etc.), se extienden poco a poco por la parte opuesta al lugar en que están las centrosferas, hasta ponerse ambas en contacto, e invaden gran parte del protoplasma. Están constituídas por una reticulación que da al protoplasma un aspecto espumoso. Sobre los filamentos de esa reticulación se depositan abundantemente los microsomas del protoplasma.

Los centriolos con su esfera atractiva y algunas fibras irradiantes se encuentran también algunas veces muy próximos a la membrana nuclear (fig. 25 *b*).

Además de estos centriolos punctiformes, toman también parte muy principal en la formación de la figura acromática otros centrosomas de forma alargada como un bastoncito. Mattiesen ha logrado observar, precisamente en los ovocitos de *Dendrocœlum*, la coexistencia de los centriolos punctiformes y de los controsomas alargados, todos con su áster propio, de modo que el conjunto de los cuatro ásteres produce en el ovocito una complicada figura acromática. Nosotros no hemos podido comprobar esa coexistencia simultánea, tal vez porque los centriolos quedan ocultos en medio de la figura que forman los centrosomas alargados o porque desaparecen. El estado más primitivo en que hemos encontrado los centrosomas bastoncitos es el de la figura 35. Los dos están rodeados de su correspondiente esfera atractiva, de la cual irradian los ásteres, cuyas fibras se extienden por la región del protoplasma no ocupada por la formaciones espu-

mosas. En el interior de las esferas se encuentran fibras mucho más delicadas que las anteriores y menos numerosas, que llegan casi a tocar el centrosoma. Uno de los centrosomas está cerca de la membrana nuclear; el otro algo apartado de ella. De uno a otro bastoncito van finísimas fibras que los unen, formándose un pequeño huso; estas fibras tienen el mismo aspecto que las que se encuentran en el interior de la esfera atractiva. De aquí se deduce que el origen de los centrosomas en *Dendrocœlum* es enteramente extranuclear. El centrosoma más alejado va acercándose a la membrana, al mismo tiempo que se acentúan todas las fibras, tanto las de los ásteres como las que forman el huso (figura 37). En este núcleo no se ven las esferas atractivas.

La membrana nuclear, que hasta este momento se mantiene lisa, comienza a presentar repliegues y entrantes, sobre todo en las inmediaciones de los centrosomas, en donde se hunde en forma de plato, como dice Mattiesen *(tief schüsselförmig eingedrückt)*, hundimiento que en corte aparece en forma de media luna (fig. 43 *b)*. Los centrosomas se corren resbalando por encima de la membrana y arrastran consigo las fibras del áster y del huso (figs. 40, 48 *a* y 48 *b)*. Las fibras de este último se colocan adosadas a la membrana de manera que cuando los centrosomas no han llegado todavía a colocarse en polos opuestos, dichas fibras envuelven casi por completo el núcleo, cruzándose las de un centrosoma con las del otro (fig. 41) (1). Cuando los centrosomas en su movimiento llegan a ponerse en contacto con la formación espumosa, resbalan por encima de ella, como asimismo lo hacen las fibras acromáticas, sin que se establezca ninguna relación visible entre las mismas y las que constituyen dicha diferenciación. Los centrosomas bastoncitos llegan por fin al término de su carrera colocándose en polos opuestos del núcleo, cada uno en el centro de su esfera atractiva (figs. 45 *a* y 45 *b)*, de la

---

(1) En esta figura sólo se ve un centrosoma muy próximo a la membrana nuclear y contenido en una zona clara en la cual existen también dos pequeños gránulos parecidos a centriolos. No nos atrevemos a asegurar si realmente lo son, pues no vemos que salga ningún áster de sus inmediaciones.

cual parte un extenso y bien nutrido áster. Como además de las numerosas fibras de cada áster existen las que pasan adosadas a la membrana nuclear, y unas y otras se extienden por todo el protoplasma, resulta que casi toda la cavidad de la célula está cruzada por una finísima y abundante reticulación. Por eso MATTIESEN dice que el protoplasma toma en este estado una estructura filamentosa. Este aspecto se ve perfectamente en la figura 66, que pertenece al ovario de *Planaria*.

Finalmente, cuando desaparece la membrana nuclear y con ella la formación espumosa, las fibras invaden toda la célula de una manera tan extraordinaria y abundante, que la figura acromática parece una verdadera cabellera. Las figuras 65 *a*, 65 *b* y 65 *c* representan tres cortes sucesivos de una misma célula. La primera de estas figuras corresponde a un plano casi central de la célula; se encuentran por lo menos siete cromosomas bivalentes próximos a formar la placa ecuatorial. La porción de huso en que están colocados es hueca, y como está dispuesta casi horizontalmente, con el microscopio se ven con claridad a diferentes enfoques las dos caras del tubo o cilindro del huso. En los otros cortes se observa que la figura acromática gira en espiral. Esto tiene explicación suponiendo que las fibras están adheridas por un extremo al centrosoma, y por el otro a las paredes de la célula, y que al girar los centrosomas arrastran consigo todo el conjunto de fibras, que encontrándose sujetadas a la membrana celular, se han de doblar forzosamente en espiral. MATTIESEN da también esta misma explicación (1).

El origen de la figura acromática es exclusivamente extranuclear en *Dendrocælum*. En ningún caso se puede distinguir relación alguna entre las fibras del huso y el contenido nuclear acromático. En el interior de éste no se destaca en ningún estado el retículo: el fondo del núcleo parece siempre lleno de un nucleoplasma enteramente homogéneo, en el que están suspen-

---

(1) «Kann man sich den spiraligen Verlauf der Strahlen entstanden denken durch Drehung des Centrosoms zusammen mit dem ganzem Zentrum der Strahlung, während die Peripherie in Ruhe verharrte.» (Pág. 296.)

didos los cromosomas, los nucléolos y los gránulos cromatínicos.

Los centrosomas de forma alargada fueron descritos por vez primera por MEVES (1897) en las células sexuales masculinas de las mariposas. Posteriormente han sido observados y descritos por varios autores. En cuanto a su origen no podemos asegurar nada en concreto. Parece, sin embargo, que en un principio los centrosomas se presentan en la región periférica del protoplasma en forma de punto o centriolo rodeado de una esfera atractiva. Este centriolo se divide en dos, los cuales, acompañado cada uno de su correspondiente esfera, se apartan uno de otro al mismo tiempo que se aproximan al núcleo (fig. 40 *a*). Los centrosomas punctiformes se alargan a medida que se acercan al núcleo, convirtiéndose en bastoncitos (figs. 35 y 37). Estos bastoncitos son los que se corren a lo largo de la membrana nuclear (fig. 42) y se colocan en polos opuestos (figs. 45 *a* y 45 *b*), para formar la figura acromática definitiva. Esta misma parece ser la interpretación de MATTIESEN (1). Este autor ha observado además que algún centrosoma bastoncito está bifurcado en un extremo, lo cual hace suponer que cada uno está formado por dos bastoncitos paralelos y muy próximos. Nosotros, a pesar de haber empleado aumentos mayores que MATTIESEN, los hemos visto siempre sencillos; pero esto puede ser debido muy bien a la conocida propiedad que tiene la hematoxilina de Heidenhain de hinchar un poco las formaciones cromatínicas, y puede, por consiguiente, hacer aparecer como sencillos los bastoncitos, que quizá son dobles. Sin embargo, en el ovocito de *Planaria* representado en la figura 66 hemos visto claramente los dos centrosomas formados cada uno por dos bastoncitos aproximados o unidos (es imposible determinarlo) en ángulo abierto. Centrosomas dobles de esa forma han sido descritos por SCHÄFER (1907)

---

(1) «Inmitten des hellen Hofes liegt das eigentliche Zentralkörperchen in Gestalt eines rundlichen, soliden Körnchens.» (Pág. 294.) «Das dunkle Zentralkörperchen teilt sich, die beiden Teile rücken auseinander, indem sich beide mit je einer Sphäre umgeben..... Die Zentralkörperchen bestehen jetzt aus zwei parallelen Stäbchen.» (Pág. 295.)

en las células sexuales masculinas (gonios y citos) de *Dytiscus*. Según este autor, los cuatro bastoncitos se reparten entre los cuatro espermátidos, y contribuyen a la formación de la cola del espermatozoo.



Nuestras observaciones no nos han proporcionado ocasión para seguir más adelante en el estudio de la ovogénesis de *Dendrocœlum lacteum*. Como ha podido ver el lector, quedan limitadas a la profase de reducción, que, por otra parte, es el período más importante del problema reductor. Esperamos que el estudio de la espermatogénesis, que tenemos bastante adelantado, confirmará plenamente las anteriores observaciones.

LA SINDESIS O CONJUGACIÓN DE LOS CROMOSOMAS

Antes de entrar en materia queremos aclarar algunos conceptos relativos a la nomenclatura. En el presente trabajo, al igual que hemos hecho en otros precedentes, adoptamos la nomenclatura expuesta claramente por Grégoire en sus Memorias de 1905-1910, que, por otra parte, es la usada por la mayoría de los autores anteriores y posteriores a esos trabajos críticos de Grégoire. Sin embargo, hay cierta divergencia entre los citólogos en cuanto al significado en que toman las palabras *sindesis* y *sinapsis*, principalmente la última. Schleip (1906) advierte en su trabajo que con el nombre de *sinapsis* se entendía hasta hace poco (y aun hoy día adoptan muchos este significado primitivo) aquel estado durante el cual la cromatina se reune hacia un lado del núcleo en forma de espeso pelotón; pero que actualmente — dice — por dicho nombre se entiende en general el proceso de la conjugación de dos cromosomas (1). Hogben (1920), en un reciente artículo titulado *The Problem of Synapsis,* al cual tendremos ocasión de hacer frecuentes alusiones, adopta también esa última acepción.

Claro es que en muchas ocasiones, por no decir en todas, es el uso el que determina el significado y modalidad de las palabras, como ya dijo Horacio: *Sic volet usus, penes quem est jus et*

(1) «Mit dem Namen Synapsis bezeichnete man früher und auch noch viefach jetzt jenes Stadium, in welchem das Chromatin einseitig im Kern zu einem dichten Knäuel zusammendrängt ist; ein derartiges Stadium ist in der Oogenese von *Pla. gonoc.* nicht vorhanden. Neuerdings bezeichnet man ziemlich allgemein mit Synapsis nur der Vorgang der "Conjugation zweier Chromosomen".» (Pág. 366.)

norma loquendi. Pero nosotros preferimos por ahora, hasta que el uso generalice la otra, retener la acepción primitiva de dicha palabra, fundándonos en su significado original.

La palabra *sinapsis* deriva del verbo συνάπτω. Este verbo, según ALEXANDRE, significa *joindre, unir, assembler;* según SCHREVELL, quiere decir *agglutino, copulo, coagmento;* GESNER lo traduce por *coalescere facio*. La palabra *sindesis* deriva del verbo συνδέω, que, según los mismos autores, significa *lier, attacher, enchaîner ensemble* (ALEXANDRE); *vincio* (SCHREVELL); *colligo* (GESNER). De manera que la palabra *sindesis* lleva consigo simplemente la idea de aproximación, como la de las varillas que se reunen para formar con ellas un haz atado; en cambio, la palabra *sinapsis* pasa más adelante y envuelve la idea de conglutinación, verdadera fusión de un elemento con otro. Y aun cuando opinamos que en los núcleos de nuestras figuras 15 y 16 y otros semejantes no tiene lugar una verdadera fusión y aglutinación de los filamentos, como tampoco en los núcleos de las figuras 17, 18, 24 *a* y 28 *a*, sin embargo, es evidente que la aproximación es mucho más íntima en los primeros que en los segundos, y que en las figuras 24 *a* y 18 hay únicamente una aproximación de los filamentos, como formando un haz. De existir aglutinación de los mismos, ésta sería más concebible en el estado de las figuras 15, 16, 17 y 28 *a*.

Así, pues, seguiremos adoptando, como más conforme con el significado originario de las palabras y con el carácter de la lengua griega, la palabra *sinapsis* (aglutinación) para designar el pelotón apretado e informe que muestra la masa cromatínica a un lado del núcleo; y reservaremos el de *sindesis* (coligación) para la simple conjugación de los cromosomas.



Pero, ¿existe en realidad esta conjugación de los cromosomas? DELLA VALLE (1912) habla amenamente de la «osservazione varie volte fatta dell'esistenza di due elementi cromatici, mutuamente attorcigliati come serpenti in amore». «Es oportuno — sigue diciendo — añadir aquí, ya desde ahora, que estas hipótesis (que renacen a menudo por la seductora sencillez con que parecen

explicar la reducción numérica sexual) han ido progresivamente perdiendo terreno a medida que se han venido demostrando fenómenos análogos aun fuera de las células genéticas.» (Pág. 84.) Según otro autor, «la conjugaison traverse en ce moment une période difficile..... les preuves d'appariement des chromosomes ne peuvent être fournies en tant qu'arguments objectifs».

En realidad no es otro el significado que nosotros atribuímos a la *conjugación*, esto es, *un simple proceso del que se sirve la naturaleza para conseguir la reducción numérica de los cromosomas*. Prescindimos por completo de si dicho aparejamiento tiene lugar entre un cromosoma masculino y otro femenino. Además de que en nuestro caso no hemos encontrado cromosomas de distinto tamaño y que sean iguales de dos en dos, formando pares.

La necesidad de la reducción salta a la vista, pues, de no verificarse, «resultaría el nuevo ser con un número doble de cromosomas, procedentes del padre y de la madre; y esto, repetido indefinidamente, daría lugar a verdaderos monstruos». (Bordás, 1914.)

¿Cómo tiene lugar esta reducción? Es indudable que en la última división gonial cada célula-hija, que va a pasar al estado de cito, ha recibido el número normal de cromosomas (1). Es también un hecho que durante el paquinema el número de cromosomas aparece ya reducido. Por lo tanto, la reducción, aun cuando no sea en principio más que una pseudorreducción, se verifica ya dentro del período de transformaciones que sufren los cromosomas goniales desde la última telofase hasta la aparición del paquinema. Nótese de paso que la real y verdadera reducción sólo se lleva a cabo cuando se separan en cada célula-hija un número mitad de cromosomas, lo cual únicamente acaece durante la anafase I o II de reducción, que por este motivo es eumeiótica una de ellas. Pero como la anafase en realidad no hace más que repartir a cada polo del huso acromático los cromosomas que han llegado ya preparados a la placa ecuatorial, de aquí que toda la dificultad del proceso reductor queda incluída en la profase. Y como el número reducido de cromosomas (apa-

(1) Excepto en la hipótesis de Dehorne.

rentemente reducido) ya se observa de ordinario en el paquinema, resulta que toda la dificultad queda, en último término, relegada a los estados de la profase anteriores al paquinema.

Puestos ya en este terreno, sólo caben dos interpretaciones; a saber: que los cromosomas se formen *ex novo* en el núcleo en número reducido, o que tenga lugar la conjugación. Otra hipótesis podemos tal vez añadir, la de Mattiesen, aunque no estamos seguros de haber comprendido con exactitud las ideas de dicho autor. Según queda expuesto en el resumen al principio de este trabajo, Mattiesen admite en los núcleos de reducción en la ovogénesis de *Dendrocœlum* y *Planaria* la existencia de un número de anillos que varía entre 15 y 20, y más ordinariamente 16. Más adelante afirma la existencia de 8 anillos, de los cuales dice que son *los mismos de antes*. Suponiendo que el número normal y primitivo es efectivamente 16, ¿qué se ha hecho de los 8 restantes? Mattiesen no lo dice expresamente. Pero en un comentario suyo, al comparar sus observaciones con las de Schockaert sobre *Thysanozoon Brocchi*, habla de una *nucléine résiduelle* y de *tronçons persistants*, como si quisiera dar a entender que también en *Dendrocœlum* hubiesen permanecido algunos anillos, mientras que otros desaparecían por disolución. Pero no; Mattiesen confiesa que no ha podido observar ninguna nucleína residual que se disuelva (1). A continuación compara de nuevo sus resultados con los de Gérard sobre varios Policládidos. Según este autor, la cromatina sufre una cariolisis durante la sinapsis (tomada esta palabra en nuestra acepción), y de ella sale modelada en una nueva forma; una porción de esa cromatina sufre una nueva disolución, y por ósmosis atraviesa la membrana nuclear para difundirse por el citoplasma, mientras que la otra forma los cromosomas en número reducido. A esta interpretación parece que se acoge Mattiesen cuando dice que con esta explicación Gérard se refiere directamente a la sinapsis tal como él la ha mencionado para su objeto, admitiendo una fusión de la cromatina en una nueva forma. Según esta interpretación,

(1) «Ich kein sich auflösendes "Nucléine résiduelle" habe beobachten können.» (Pág. 291.)

el estado de mayor importancia y dificultad sería el de la sinapsis: un estado que es considerado por muchos citólogos como accidental y problemático y aun anormal, y que en muchos casos no se encuentra. Por nuestra parte consideramos la sinapsis como un estado normal, como cualquier otro de la profase; y en este caso, si es cierto que del pelotón sináptico es de donde salen los cromosomas en número reducido (que ciertamente ya no serían *los mismos de antes*, como dice Mattiesen), será forzoso admitir la conjugación de los cromosomas, que se habrá verificado con verdadera coalescencia o sin ella (esa es ya otra cuestión secundaria) durante la sinapsis.

El punto principal del problema reductor queda de esta manera limitado, como antes, al estado del leptonema. Pues bien: en el núcleo leptoténico, ¿están los cromosomas en número ya reducido, formados así *ex novo* en el transcurso desde la última telofase gonial hasta la aparición de los cromosomas, es decir, durante el reposo citario, o bien están en número normal y diploídico? Si lo primero, la pseudorreducción habrá tenido lugar durante la nueva formación de los cromosomas; si lo segundo, es necesaria la conjugación.

Es evidente la importancia que en esta cuestión tiene otro problema íntimamente ligado con el reductor, cual es el de la persistencia e individualidad de los cromosomas; mejor dicho, examinado en su raíz, todo el problema reductor depende de la persistencia e individualidad de los cromosomas al través de las divisiones celulares. Porque si esta persistencia es cierta, no queda más solución que admitir en el núcleo leptoténico tantos filamentos como cromosomas hay en el período gonial, y como consecuencia necesaria hay que admitir la conjugación para llegar al número reducido. Si los cromosomas no persisten al través de la última telofase gonial y reposo citario subsiguiente, sino que se disuelven en el plasma nuclear, en este caso el problema reductor se presenta muy sencillo, o muy *simplista*, como dice Grégoire. El material cromático, en vez de reorganizarse a la salida del reposo en n cromosomas como antes, se reorganiza en $\frac{n}{2}$, y tenemos el número reducido.

De ahí el alto interés que para la solución del problema implica el estudio detallado de la salida del reposo y el del leptonema, y la necesidad de procurar por todos los medios posibles averiguar exactamente el número de filamentos del ovillo nuclear. Desgraciadamente, el estado del leptonema no se presta de ordinario a averiguar este número, ni aun en muchos casos se puede discernir si se trata de un solo filamento o de varios distintos. La delgadez y longitud de las mismos, la multitud de curvas y repliegues que forman para adoptarse dentro de una cavidad relativamente pequeña, hacen que el núcleo se presente tan repleto y tan intrincado, que es imposible resolverlo ni aun con los mejores objetivos. Solamente se puede observar un verdadero ovillo en el que los filamentos siguen todas las direcciones posibles. El leptonema de *Dendrocœlum* no escapa a esa forma general. En éste como en todos los demás casos, hay que recurrir por necesidad al estudio de otros estados en conexión con el leptonema para deducir indirectamente la constitución de este enigmático núcleo.

El estado de salida del reposo tiene casi los mismos inconvenientes; pues ya se verifique esta salida en forma de bandas, ya tenga lugar por granos de cromatina que se colocan en serie, es igualmente imposible averiguar el número de bandas ni el de series de granos que aparecen.

No queda otro recurso indirecto más que el estudio del período de la última división gonial y el de los estados próximos al paquinema, para resolver de una manera objetiva el problema de la conjugación de los cromosomas.

Ahora bien: todos los autores, excepto Dehorne, convienen en afirmar que en la última división gonial el número de cromosomas es el normal y diploídico, y que las dos células-hijas goniales últimas reciben ambas un número normal de cromosomas. Todo ese material cromático es el que contienen los citos durante la profase de la primera mitosis de reducción. Los autores que no admiten la conjugación de los cromosomas deben demostrar que en la salida del reposo citario únicamente se forma un número reducido de filamentos que constituyen el ovillo nuclear y que esos mismos forman más tarde el paquinema. Ya hemos

dicho la dificultad grande que existe para averiguar *directamente y con seguridad* el número de filamentos, ni normal, ni reducido, durante ese estado. Los que se han dedicado a este estudio saben que la dificultad existe aún en el paquinema, si no se presenta en buenas condiciones de observación. Para estos autores los cordones gruesos del paquinema (figs. 23 *a*, 24 *b*, 25 *a*, 26, 27 *a*, etc.) son los mismos filamentos largos y delgados del leptonema, que al través de los estados que están entre los dos citados, han disminuído su longitud y aumentado su grosor. La hendidura que aparecerá más tarde es una verdadera división, como en las mitosis somáticas, no una separación de dos filamentos. Para algunos de estos autores esta hendidura en un principio es

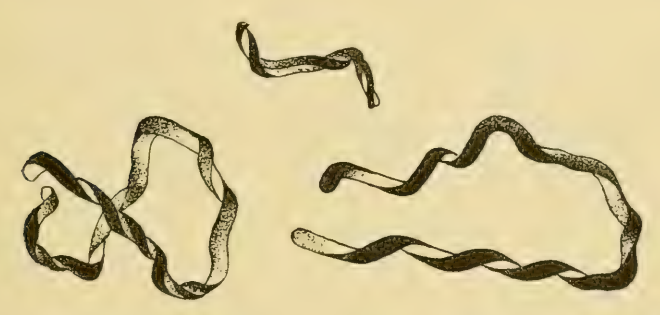


Fig. C. — Cromosomas profásicos del endotelio peritoneal de la larva de *Salamandra maculosa* arrollados helicoidalmente (DELLA VALLE). El cromosoma superior presenta cuatro torsiones dextrorsas; el de la izquierda, catorce, también dextrorsas, y el de la derecha, tres dextrorsas y seis sinistrorsas.

más aparente que real. Lo que parece hendidura no es más que un efecto de luz. Los cromosomas son aplanados en forma de cinta; los bordes de esta cinta resaltan con más intensidad que la línea media, y por este motivo aparece esta línea media como una división o hendidura. Lo que parece dos filamentos arrollados espiralmente uno sobre otro, no son más que los bordes de esta misma cinta, que se ofrecen alternativamente de frente o de lado a causa de las torsiones helicoidales que presentan los cromosomas profásicos. Las figuras de DELLA VALLE que representan los cromosomas profásicos del endotelio peritoneal de la larva de *Salamandra maculosa* (fig. C), son buenos ejemplos de

esto último (1). Para otros autores los cromosomas son de sección cilíndrica, y la aparente división longitudinal que presentan es efecto del distinto plano de enfoque (2).

En cambio, otros opinan que esta hendidura del asa paquiténica es una verdedera separación de dos filamentos delgados que se conjugaron (con fusión o sin ella) al través de la sindesis. Por consiguiente, en el núcleo leptoténico los filamentos están en número normal y es necesaria la sindesis para llegar al número reducido.

Una observación constante y cuidadosa de los estados que están alrededor de la sinapsis es la que debe decidir la cuestión objetivamente.

Creemos que la profase de reducción en *Dendrocœlum lacteum*, que hemos descrito, es una prueba más en favor de que existe la conjugación de los cromosomas. En efecto, es indudable que antes del paquinema existen núcleos en los cuales se observan dos filamentos colocados tan próximamente uno de otro, siguiendo ambos las mismas inflexiones en gran parte de su trayecto, que es imposible no reconocer entre ellos alguna dependencia: tales son nuestras figuras 11, 12, 13, 14, 24 *a* y 28 *a*. Admitiendo la existencia tan evidente de la división longitudinal en el paquinema (figs. 19 *b*, 27 *b*, 28 *b* y 29 *a*), no creemos que ningún autor, ni Della Valle, ni Dehorne, afirmen que esa misma es la que ya puede apreciarse en los leptonemas citados. No hay que perder de vista que la verdadera división o separación de los cromosomas citarios no se lleva a efecto hasta el término del paquinema (fig. 30) y principio del estrepsinema (figu-

---

(1) Ya en 1903 Janssens describe asimismo unos cromosomas-diadas, en forma de cintas helicoidales, que llama *bandelettes entortillées*, en los espermatocitos de varios Batracios.

(2) Levy publica una fotografía de un tubo capilar lleno de una disolución de azul de toluidina, en la que se observa una raya blanca a lo largo del tubo, como una hendidura longitudinal, y que realmente es efecto del plano de enfoque. Variando el enfoque, el tubo aparece entero. El fenómeno es idéntico al tan conocido de las burbujas de aire, aceite, grasas, etc., en las preparaciones microscópicas, y no nos detendremos en explicarlo.

ras 32, 33, etc.), en que los dos filamentos se apartan considerablemente uno de otro. Pero en los leptonemas de *Dendrocœlum*, como en otros muchos casos, sucede un fenómeno muy digno de tenerse en cuenta. Los filamentos se aproximan por sus porciones extremas, en tanto que sus porciones medias están todavía distanciadas una de otra. Esto lo hemos observado también perfectamente en los núcleos zigoténicos de la espermatogénesis de *Sagitta* que aquí reproducimos (fig. D). Son además muchos los autores que han descrito minuciosamente núcleos parecidos, como GRÉGOIRE en *Allium* y *Osmunda*, BERHS en *Drosera*, JANSSENS en *Batrachoseps*, SCHREINER en *Tomopteris* y *Salamandra*, WINIWARTER y SAINMONT en el gato, etc. ¿Cómo puede explicarse este fenómeno en el supuesto de que esos dos filamentos no sean



Fig. D.—Núcleos zigoténicos en la espermatogénesis de *Sagitta*.

más que los bordes del cromosoma único? Si así fuese, deberían encontrarse siempre paralelos o mutuamente entrelazados, pero nunca a distancias tan notables uno de otro en sus porciones medias, a menos de admitir desde mucho antes del estrepsinema una verdadera separación entre esos bordes; cosa que ningún autor acepta. Es decir, que por no admitir la asociación de dos filamentos leptoténicos para formar el asa del paquinema, como la más natural explicación de la aparición del número reducido de cromosomas, nos veríamos precisados a afirmar que los bordes de los cromosomas leptoténicos, lejos de ser verdaderos bordes, eran dos mitades longitudinales que en parte se separaban, en parte permanecían próximas, ora seguían paralelas, ora mutuamente entrelazadas. Por lo demás, si conviniéramos en que esas mitades (que serían así en número normal) correspondiesen

a los cromosomas goniales, existiría ya perfecta avenencia en admitir la sindesis de los cromosomas como procedimiento de reducción; y las divergencias serían casi únicamente cuestión de nombres, pues los partidarios de la sindesis también afirman que cada uno de los filamentos del leptonema es efectivamente una mitad (longitudinal o transversal) de un cromosoma del paquinema.

La figura 28 *a* viene a confirmar con evidencia cuanto venimos diciendo acerca de la realidad de la parasindesis en *Dendrocœlum*. Al describir este interesante núcleo hicimos notar la presencia del asa que se desprende hacia la parte inferior de la masa cromatínica, formada evidentemente por la asociación de dos filamentos delgados que se arrollan en espiral uno sobre otro. Al mismo tiempo tenemos en la parte superior, junto al nucléolo aplastado, otros dos filamentos delgados, divergentes y colocados en distintos planos. La coexistencia de estas dos formaciones no admite otra explicación más que la de la conjugación parasindética. No creemos que ningún autor admita que el asa inferior es una cinta helicoidal, mientras que los dos filamentos superiores los considere como los extremos divergentes de los bordes de otra cinta. Además de éstos que se ven tan claramente, ya hemos dicho que en la masa cromatínica se distinguen asimismo otros filamentos sencillos en contacto con el nucléolo, al mismo tiempo que otras asas gruesas, como la que aparece a la izquierda hacia el medio.

Por otra parte, la aparición casi repentina, consecutiva a estos estados, de las asas paquiténicas (figs. 22 y 23 *b)* con un grosor que puede perfectamente evaluarse en el doble del que tiene un filamento en estados anteriores, da derecho a admitir que esas asas provienen de la asociación de dos de aquellos filamentos.

Esta misma interpretación acerca del modo de verificarse la reducción es la que en estos últimos tiempos han dado muchos investigadores al estudiar las cinesis de maduración, a pesar del *période difficile* que, al decir de algún autor, atraviesa actualmente la conjugación de los cromosomas. Para demostrarlo pondremos a continuación, en ligero resumen, algunas de estas opiniones últimamente aparecidas.

Levy (1914), describiendo el estado de *zigonema* (llamado por este autor *diplonema)* en la espermatogénesis de *Rana esculenta,* dice: «Con el creciente grosor de los filamentos [del leptonema] se hace evidente [tritt zu Tage] la aproximación de los filamentos, o sea el núcleo diploténico. En este estado los filamentos quedan más o menos paralelos, con alguna distancia en las porciones medias de su trayecto. Esto lo he observado — añade — en centenares de células, de manera que, en contra de King, no puedo considerar esto como casual.» Y más adelante añade: «La sinapsis representa un papel de mucha importancia en los trabajos sobre el problema de la reducción» (pág. 122). Snook (1914), al estudiar la profase reductora en *Aneides lugubris,* establece las siguientes conclusiones: El número usual de cromosomas encontrado en los espermatogonios es de 28. El número de cordones polarizados y de tetradas formadas de estos cordones es 14. Cada tetrada es el resultado de la unión parasináptica de filamentos delgados [del leptonema] (pág. 524). Robertson (1915), en sus estudios sobre los cromosomas de los Tetígidos, con referencia principalmente a la sinapsis, dice haber encontrado un proceso de aparejamiento en un principio parasindético, y finalmente *end to end pairing* o metasindético (pág. 118). Hegner (1915) examina las diferenciaciones que tienen lugar en los ovocitos de varios Himenópteros *(Copidosoma gelechiæ, Apanteles glomeratus* y *Andricus punctatus)* y se muestra partidario de la conjugación de los cromosomas como procedimiento de reducción. «La cromatina — dice — forma en el ovocito los cromosomas al comenzar el período de crecimiento. Estos cromosomas se unen por cerca de sus extremos, formando pares *(near their ends in pairs)*» (pág. 531). Walton (1918), en la ovogénesis de *Ascaris canis,* cuarta conclusión, dice: «Por un proceso de pseudorreducción, por medio de una parasindesis, los 36 (número diploídico) cromosomas-tetradas se reducen a 18 (número haploídico) en la última profase del primer ovocito» (pág. 578). Nachtsheim (1919) ha estudiado la ovogénesis y espermatogénesis en *Dinophilus apatris,* y tanto en los ovocitos como en los espermatocitos, dice que es evidente la conjugación de los cromosomas, aunque en la espermatogénesis no es posible seguir el desarrollo a causa de la pe-

queñez de los elementos, como tampoco contar el número de cromosomas. Los cordones del paquinema se orientan hacia un polo, originando el *bouquet* (págs. 42 y 46). Komai (1919), en la espermatogénesis de *Squilla oratoria,* dice que la colocación paralela de los filamentos leptoténicos, constituyendo pares, es muy evidente; algunos pares, consistentes en dos filamentos de la misma longitud aproximada, aparecen en la cavidad nuclear. Así parece claro que aquí se trata de una «parasinapsis» (parasindesis) en lugar de una «telosinapsis». Lo mismo se ha encontrado en *Cambarus* y *Cancer* por Jasten (1914-1918), y probablemente también en *Idotea*, *Hippa* y *Homarus* por Nichols (1909). En la conclusión séptima concreta más su pensamiento y dice: «En el estado de sinapsis [sindesis] los filamentos de cromatina se fusionan paralelamente, o en otras palabras, la fusión tiene lugar parasinápticamente *(parasynaptically)*» (págs. 314 y 324). Van Hoof (1919), en la espermatogénesis del toro, se muestra asimismo partidario de la reducción por medio de una parasindesis zigoténica con formación de paquinema y *bouquet.* Su conclusión tercera dice: «Existen núcleos anfiténicos [zigonema] en los que los cromosomas delgados se reunen longitudinalmente para formar las asas del paquinema.» Conclusión cuarta: «Algunos engrosamientos cromáticos aparecen de una manera constante y simétrica desde un filamento a otro sobre los cromosomas conjugados *(appairés)* de las asas paquiténicas, simulando a veces grupos de cuatro» (pág. 19). Allen (1918) estudia la espermatogénesis en el *Mus norwegicus albinus,* y al llegar al zigonema dice: «Después de los estados que acabamos de describir [el leptonema] sobreviene la sinapsis [sindesis]. Desgraciadamente, el espirema densamente apretado dificulta la observación. Observando con cuidado se encuentran figuras que indican que existe la parasinapsis, y que se verifica la conjugación comenzando por un extremo. En el estado del paquinema la unión es extremadamente íntima, de manera que apenas es visible la doble naturaleza de las asas, excepto al principio» (pág. 140). Nakahara (1919) ha observado la espermatogénesis en *Perla immarginata.* Sus conclusiones pertinentes a la conjugación son las siguientes: «1.ª, los cromosomas homólogos se reunen uno con otro por sus extremos *(telosyn-*

aptically), originando el espirema; 2.ª, por fin, dichos cromosomas se repliegan uno sobre otro, girando por el punto de unión, y quedan reunidos paralelamente *(become reunited parasynaptically)* antes de llegar a la metafase, formándose así los anillos y tetradas» (pág. 519). Finalmente, Hogben (1920), después de revisar detenidamente los diversos aspectos del problema reductor, deduce en consecuencia que la conjugación de los cromosomas es un problema resuelto hoy día positivamente sin duda alguna, y que queda por investigar con detenimiento la persistencia de los cromosomas al través de las telofases y en los núcleos en reposo. Partiendo de la opinión comúnmente aceptada de que los núcleos paterno y materno intervienen por igual en la formación del huevo, deduce que los mitocondrios y condrioplastos no son los transmisores de la herencia, pues se distribuyen desigualmente en las células-hijas durante las cinesis; en algunos casos son excluídos total o parcialmente del gameto macho antes de la fecundación, y, finalmente, su modo de presentarse durante la gametogénesis da a entender que el complejo de una generación celular no se integra de tal manera que sea el representante individual de la anterior, y que en muchos casos la organización mitocondrial o del condrioplasto del zigote no guarda continuidad con la del padre. De aquí que la importancia del núcleo en el problema de la herencia ha aumentado, lejos de disminuir, por la atención que una técnica perfeccionada había dirigido a otras partes de la célula. Por este motivo el problema de la citología genética se refiere al modo como funciona el núcleo durante el proceso generador; y naturalmente, la teoría de la sinapsis o la conjugación de los cromosomas derivados de ambos progenitores, preparatoria (la conjugación) de su separación en las divisiones madurativas, ocupa una posición de capital importancia en la discusión. Hogben sigue diciendo que las principales cuestiones planteadas por el estudio de los complejos cromosómicos son tres: primera, si es evidente que los elementos cromatínicos se conjugan; segunda, si estos elementos son cromosomas *sensu stricto;* y tercera, si los elementos que se conjugan son los mismos que posteriormente se separarán en la división reductora. Con respecto al primer punto están conformes todos los que admiten la para-

sinapsis (parasindesis) en los animales. Con respecto al segundo, algunos autores, como Wilson, afirman haber comprobado la continuidad genética entre los cromosomas telofásicos y los elementos que se conjugan. Con respecto al último, parece que en muchos casos la fusión es tan íntima que cada uno de los elementos pierde su individualidad. Sin embargo, muchos autores afirman que durante la sindesis no se verifica una verdadera fusión: así opinan Vejdowsky, Bonnevie, Grégoire, etc. En nuestro trabajo sobre la espermatogénesis de *Sagitta bipunctata* (1914) expusimos también nuestro parecer de que la conjugación de los cromosomas no lleva consigo la fusión íntima de los filamentos conjugados. Y lo mismo opinamos como muy probable en el caso de la ovogénesis de *Dendrocœlum;* pues dada la brevedad del estado de verdadera sinapsis (figs. 15 y 16) y la prontitud con que se presentan las señales de la hendidura longitudinal en el paquinema (del cual estado hemos dicho que la hendidura es un carácter), no parece probable que tenga lugar una perfecta compenetración de los dos filamentos conjugados, sino tan sólo una íntima aproximación, cuya finalidad desconocemos en absoluto.

Otra cuestión que, según hemos indicado, va involucrada juntamente con la de la conjugación de los cromosomas o sindesis, es la de la persistencia de los mismos al través de las sucesivas divisiones celulares. Hablando con propiedad, podemos decir que ésta es la cuestión fundamental que comprende las tres indicadas por Hogben. Porque si los cromosomas persisten al través de las cinesis con individualidad propia, primero, será indispensable su conjugación para llegar al número reducido; segundo, pasarán al través de la última telofase gonial sin disolverse y reaparecerán en el núcleo citario; y tercero, durante la sinapsis no existirá una verdadera fusión de los mismos. Pero esta cuestión fundamental no ha de ser sino la consecuencia de la solución positiva de las otras tres, ya que por medio de la observación directa se ha de establecer la objetividad del hecho.

No es nuestro ánimo entrar a examinar esta cuestión en el caso particular de *Dendrocœlum,* porque nuestras preparaciones

no se prestan a ello, ya que no hemos podido observar ninguna telofase gonial. Reservándonos, pues, nuestro parecer, nos limitaremos a anotar brevemente los reparos que algunos autores oponen a la doctrina de Della Valle (1912). Este autor, con una agudeza, conocimiento y abundancia de doctrina verdaderamente maravillosos, se esfuerza en demostrar que los cromosomas no son más que cuerpos *cristaloides* formados en el seno del plasma, de una manera parecida al modo como se forman los cristales líquidos en las disoluciones o pseudodisoluciones. Las distintas evoluciones y cambios que experimentan durante las cinesis son efecto de las fases diversas de dispersión coloidal por las que atraviesa la substancia cromatínica. El pensamiento de Della Valle queda bien concretado en las últimas palabras de su trabajo. «Por consiguiente — dice —, todos los fenómenos que presentan los cromosomas, su modo de originarse, sus diferencias en el tamaño, su estado de agregación, su forma, estructura, colorabilidad, caracteres ópticos, variaciones de forma, su división longitudinal y los fenómenos que siguen a ésta, su sucesiva desaparición, demuestran que los cromosomas son cristaloides.» (Página 294.)

Por lo que se refiere de un modo particular a la aparición de los cromosomas en la profase, o sea su persistencia o disolución al través de la telofase precedente, dice Della Valle: «La formación de los cromosomas, ¿debe ser considerada como una preformación o una epigénesis? Si se hubiese de dar absolutamente una respuesta, se debería decir que tal fenómeno no es una cosa ni otra, o, para decirlo mejor, es una y otra cosa. Es preformación en cuanto en el núcleo intercinético existen todos los elementos de los cuales resultan los cromosomas perfectos de la metafase; es epigénesis en cuanto estos elementos no están ordenados mútuamente, de tal manera que constituyan tales formaciones.» (Pág. 288.)

Parmentier (1919) ha estudiado cuidadosamente las mitosis en 60 células, pertenecientes a 23 individuos, de *Amblystoma tigrinum*, y deduce que «sus resultados suministran pruebas en favor de la teoría de la individualidad de los cromosomas». No confirma el aserto de Della Valle que supone que la variación

en el número de cromosomas es la regla y que la longitud de dichos cromosomas en una célula se debe meramente a una casualidad. En su séptima conclusión dice PARMENTIER: «Las observaciones que quedan descritas apoyan la teoría de la individualidad de los cromosomas.» (Pág. 222.)

LEVY, refiriéndose también a la analogía que se pretende establecer entre los cromosomas y los cristales, hace la siguiente observación, muy atinada: «El hecho de que los cromosomas se presenten con aquellos caracteres o señales *(Garnituren)* que les son específicos, y sobre todo la constancia numérica, son pruebas de mucho peso en contra de la analogía que se establece entre los cromosomas y los cristales. No existe ninguna substancia cuyas moléculas se muevan de tal manera en la solución, que cuando se disuelven x cristales de determinados y diversos volúmenes y de determinadas y diversas formas, otra vez, al cristalizar de nuevo, se reproduzcan los x cristales de los mismos determinados volúmenes y formas, pero distintos de antes.» (Pág. 112.) Y eso que LEVY advierte para las divisiones ordinarias, adquiere mayor complicación todavía si se aplica a las cinesis de reducción; pues si tuviésemos que admitir la disolución de los cromosomas en la telofase y considerarlos como cristales, al reaparecer en la próxima profase citaria tendrían que hacerlo en un número determinado (el reducido) y distinto de antes (en número mitad). Lo cual es aún más inverosímil que el admitir que persisten esencialmente los mismos al través de la precedente telofase. Añade LEVY que sus observaciones sobre *Distomum* confirman la persistencia de los cromosomas tal como la explica y defiende BOVERI.

Para terminar, añadiremos las palabras con que MARÉCHAL, ya en 1907, daba fin a una investigación sobre la ovogénesis de los Selacios: «Creemos que es muy razonable — dice — no abandonar una teoría que ha prestado algunos servicios en tanto grado, que coordena los hechos sin estar en pugna con ninguno, y que, por otra parte, no puede ser substituída por otra en la actualidad. Véase si éste no es el caso de la teoría de la individualidad de los cromosomas.» (Pág. 192.) De aquí que podemos resumir todo lo dicho con palabras de LEVY: «La continuidad

genética, tal como se desprende de los trabajos de Bonnevie, K. C. Schneider, Vejdowsky, etc., debe aceptarse como una hipótesis probabilísima. Es cierta, por lo tanto, la individualidad y persistencia de los cromosomas. Podemos afirmar que *omne chromosoma e chromosomate.*» (Pág. 112.)

CONCLUSIONES

1.ª Los cromosomas citarios en la ovogénesis de *Dendrocœlum lacteum* aparecen en forma de gránulos, colocados desde un principio en series lineares.

2.ª Las series de gránulos originan los filamentos del leptonema.

3.ª Estos filamentos se conjugan de dos en dos parasindéticamente.

4.ª Cada par de filamentos da origen a un asa del paquinema, después de pasar por un estado sináptico de apelotonamiento.

5.ª Las asas del paquinema son 8, número haploídico. Los filamentos del leptonema serán, por consiguiente, 16, número diploídico.

6.ª Las asas se hienden longitudinalmente, destorciéndose las espirales que entrelazan a los dos filamentos que las forman. Así es como se origina el estrepsinema.

7.ª Durante el estado del estrepsinema las dos ramas se acortan y acaban de deshacer sus entrelazamientos helicoidales.

8.ª Llegadas al término de la segunda contracción, las dos ramas de cada cromosoma se vuelven a dilatar un poco por la cavidad nuclear, desprendiéndose de gran parte de su substancia.

9.ª Por una nueva contracción y disminución de volumen se originan los cromosomas definitivos metafásicos, compuestos de dos ramas que representan dos filamentos del leptonema.

10.ª La profase de reducción en la ovogénesis de *Dendrocœlum lacteum* es, por consiguiente, pseudorreductora parasindética.

11.ª El nucléolo no desaparece en ningún estado de la profase. Se vacuoliza y da origen a varios nucléolos-hijos.

12.ª La figura acromática es de origen extranuclear.

* * *

El presente estudio ha sido llevado a cabo en el Laboratorio de Biología Experimental del Museo Nacional de Ciencias Naturales, y me es muy grato manifestar aquí mi reconocimiento al director del mismo y al profesor encargado del Laboratorio por las facilidades que me han dado para realizarlo.

Madrid, marzo de 1921.

BIBLIOGRAFÍA [1]

ALLEN (E.).

1918. — *Studies on cell division in the albino rat «Mus norwegicus albinus»*. (*Journ. of Morph.*, vol. XXXI.)

BOLLES-LEE (A.).

1902. — *L'éclairage et l'emploi du condensateur dans la micrographie histologique*. (*La Cellule*, vol. XIX.)

BORDÁS (M.).

1912. — *Contribution à l'étude de la Spermatogénèse chez la «Sagitta bipunctata»* Quoy et Gaim. (*La Cellule*, vol. XXVII.)
1914. — *Doctrinas actuales sobre la reducción numérica de los cromosomas y su aplicación a la espermatogénesis de la «Sagitta bipunctata»*. (*Mem. de la R. Soc. Esp. de Hist. Nat.*, vol. X.)
1920. — *Estudio de la ovogénesis en la «Sagitta bipunctata»* Quoy et Gaim. (*Trab. del Mus. Nac. de Cienc. Nat.* Serie zool., núm. 42.)

CASTELLARNAU (M.).

1911. — *Teoría general de la formación de la imagen en el microscopio*. (*Junta para Ampliación de Estudios*, Madrid.)
1919. — *La imagen óptica. Telescopio y microscopio*. (*Conferencias dadas en la Residencia de Estudiantes*, Madrid.)

CURTIS (W.).

1899. — *On the reproductive system of «Planaria simplissima», a new species*. (*Zool. Jahrb.*, vol. XIII.)
1902. — *The life history, the normal fission and the reproductive organs of «Planaria maculata»*. (Boston.)

---

(1) Me complazco en expresar mi más profundo agradecimiento al Dr. D. Santiago Ramón y Cajal por la amabilidad con que me ha permitido consultar su rica biblioteca.

DANCHAKOFF (V.).

1916. — *Studies on cell division and cell differentiation. (Journ. of Morph.,* vol. XXVII.)

DELLA VALLE (P.).

1912. — *La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. (Arch. Zool. Ital.,* vol. VI.)

DUGÉS (M. A.).

1845. — *Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariées. (Ann. des Scienc. Nat.,* 1.ª serie, vol. XV.)

FRANCOTTE (P.).

1898. — *Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. (Arch. de Zool. Exp.,* 3.ª serie, vol. VI.)

GÉRARD (O.).

1901. — *L'ovocyte de premier ordre du «Prostheceræus vittatus» avec quelques observations relatives à la maturation chez trois autres Polyclades. (La Cellule,* vol. XVIII.)

GOLDSMIDT (W. M.).

1919. — *A comparative study of the chromosomes of the tiger beetles (Cicindelidæ). (Journ. of Morph.,* vol. XXXII.)

GÖTTE (A.).

1878. — *Entwicklung der Seeplanarien. (Zool. Anz.,* vol. I.)
1882. — *Zur Entwicklungsgeschichte der marinen Dendrocœlen. (Zool. Anz.,* vol. V.)

GRAFF (L. von).

1878.—*Kurzer Bericht über fortgesetzte Turbellarien-Studien. (Zeitschr. für wiss. Zool.,* vol. XXX, supl.)
1879. — *Kurzer Mittheilungen über fortgesetzte Turbellarien-Studien. (Zool. Anz.,* vol. II.)

HALLEZ (P.).

1879. — *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. (Trav. de l'Inst. Zool. de Lille,* fasc. II.)

1887. — *Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce.* (Paris.)
1900. — *La Planaire blanche. (Zoologie descriptive: Octave Doin, Paris,* chap. XVII.)

HEGNER (R. W.).

1915. — *Studies on germ cells. IV: Protoplasmic differentiation in the oocytes of certain hymenoptera. (Journ. of Morph.,* vol. XXVI.)

HOGBEN (L.).

1920. — *The problem of synapsis. (Journ. of the Roy. Micros. Soc.,* parte 3.ª, núm. 252.)

HOOF (L. van).

1919. — *Les spermatocytes leptotènes et amphitènes dans le Taureau. (La Cellule,* vol. XXX.)

IIJIMA (I.).

1884. — *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklunsgeschichte der Süsswaser Dendrocœlen. (Zeitschr. für wiss. Zool.,* vol. XL.)

JANSSENS (F. A.) et DUMEZ (R.).

1903. — *L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez «Batrachoseps attenuatus» et «Pletodon cinereus». (La Cellule,* vol. XX.)

KENNEL (J.).

1878. — *Bemerkungen über einheimische Landplanarien. (Zool. Anz.,* vol. I.)
1888. — *Untersuchumgen an neuen Turbellarien. (Zool. Jahrb.,* vol. III.)

KLINCKOWSTRÖM (A. v.).

1897. — *Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung von «Prosthecerœus vittatus». (Arch. für mikr. Anat.,* vol. XLVIII.)

KOMAI (T.).

1919. — *Spermatogenesis of «Squilla oratoria» de Haan. (Journ. of Morph.,* vol. XXXIII.)

LANG (A.).

1878. — *Konservation der Planarien. (Zool. Anz.,* vol. I.)

Levy (F.).

1914. — *Ueber die Chromatinverhältnisse in der Spermatogenese von «Rana esculenta». (Arch. für mikr. Anat.,* vol. LXXXVI.)

Maréchal (J.).

1907. — *Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres Chordates. (La Cellule,* vol. XXIV.)

Mc Gill (C.).

1906. — *The behaviour of the nucleoli during oogenesis of the Dragon-fly whith special reference to synapsis. (Zool. Jahrb.,* vol. XXIII.)

Meves (F.).

1897. — *Ueber Centralkörper in den männlichen Geschlechtzellen von Schmetterlingen. (Anat. Anz.,* vol. XIV.)

Monti (A.).

1912 *a*. — *Sopra un caso di ovari diffusi in un triclade, dovuto probabilmente al parassitismo di uno sporozoo. (Arch. Zool. Ital.,* vol. VI.)
1912 *b*. — *La rigenerazione degli ovari nelle planarie. (Arch. Zool. Ital.,* vol. VI.)

Moseley (H. N.).

1874. — *On the anatomy and histology of the Landplanarians of Ceylon. (Phil. Trans. Roy. Soc.,* London.)

Nachtsheim (H.).

1919. — *Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei «Dinophilus apatris». (Arch. für mikr. Anat.,* vol. XCIII.)

Nakahara (W.).

1919. — *A study on the chromosomes in the spermatogenesis of the stonefly, «Perla immarginata», Say., whith special reference to the question of synapsis. (Journ. of Morph.,* vol. XXXII.)

Parmentier (Ch. L.).

1919. — *Chromosome number and pairs in the somatic mitoses of «Amblystoma tigrinum». (Journ. of Morph.,* vol. XXXIII.)

ROBERTSON (W. R. B.).

1915. — *Chromosome studies. III: Inequalities and deficiencies in homologous chromosomes; their bearing upon synapsis and the loss of unit characters. (Journ. of Morph.,* vol. XXVI.)

SABUSSOW (H.).

1907. — *Ueber der Körperbau von «Planaria wytegrensis» n. sp. aus der Umgegend des Onega-Sees. (Zool. Jahrb.,* vol. XXIII.)

SCHÄFER (F.).

1907. — *Spermatogenese von «Dytiscus». Ein Beitrag zur Frage der Chromatinreduction. (Zool. Jahrb.,* vol. XXIII.)

SCHLEIP (W.).

1907. — *Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von «Planaria gonocephala», Dug. (Zool. Jahrb.,* vol. XXIII.)

SCHNEIDER (A.).

1883. — *Nouvelles observations sur la sporulation de «Klossia octopinia» (Arch. de Zool. Exp.,* vol. I.)

SCHOCKAERT (R.).

1901. — *L'ovogénèse chez le «Thysanozoon Brocchi»,* I partie. *(La Cellule,* vol. XVIII.)

1902. — *L'ovogénèse chez le «Thysanozoon Brocchi»,* II partie. *(La Cellule,* vol. XX.)

SCHREINER (A. und K. E.).

1906. — *Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechszellen. III: Die Reifung der Geschlechszellen von «Ophryothroca puerilis». (Anat. Anz.,* vol. XXIX.)

SCHULTZ (E.).

1902. — *Aus dem Gebiete der Regeneration bei Turbellarien. (Zeitschr. für wiss. Zool.,* vol. LXXII.)

SNOOK (H. J.).

1914. — *Parasynaptic stages in the testis of «Aneides lugubris». (Univ. of California Publ. in Zool.,* vol. XI.)

1904. — *On the germ cells and the embryology of «Planaria simplissima». (Proc. Acad. Nat. Sc. Phil.)*

STOPPENBRINK (F.).

1905. — *Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süsswassertricladen. (Zeitschr. für wiss. Zool.,* volumen LXXIX.)

VEJDOWSKY (F.).

1895. — *Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. (Zeitschr. für wiss. Zool.,* vol. LX.)

WILHELMI (J.).

1913. — *Handbuch der Morphologie herausgegeben von A. Lang. (Jena, Gustav Fischer,* vol. III.)

WOODWORTH (W.).

1897. — *Notes on Turbellaria. (Amer. Natur.,* vol. XXX.)

ZACHARIAS (O.).

1886. — *Ueber Fortpflanzung durch spontane Quertheilung bei Süsswasserplanarien. (Zeitschr. für wiss. Zool.,* vol. XLIII.)

EXPLICACIÓN DE LAS LÁMINAS

A excepción de las figuras 1 a 7, todas las demás están hechas a 2.000 diámetros de aumento. Todas pertenecen a *Dendrocœlum lacteum*, menos las figuras 66, 67 *a* y 67 *b*, que pertenecen a ejemplares del género *Planaria*.

Lámina I.

Fig. 1. — Corte transversal que pasa por la región ovárica: *Ova.*, ovario; *Od.*, oviducto. × 80.

Fig. 2. — Corte de un ovario: *Od.*, trompa del oviducto. × 240.

Lámina II.

Fig. 3. — Corte de un ovario atravesado por fibras musculares. × 350.

Figs. 4 y 5. — Cortes transversales del oviducto. × 400.

Fig. 6. — Corte transversal del oviducto, practicado al comenzar la región de la trompa: *fm.*, fibras musculares. × 400.

Fig. 7. — Corte del oviducto en la región de la trompa: *gl.*, células de las glándulas lecíticas; *esf.*, esfínter. × 400.

Lámina III.

Figs. 8 y 9. — Ovocitos en estado de salida del reposo citario.

Fig. 10. — Formación de los cromosomas en el núcleo de una célula de glándulas lecíticas.

Figs. 11, 12, 13 y 14. — Leptonema.

Figs. 15 y 16. — Sinapsis: *a*, célula perteneciente al mesenquima del ovario.

Fig. 17. — Sinapsis con el nucléolo aplastado.

Fig. 18. — Sindesis.

Fig. 19. — *a*, formación de los cromosomas; *b*, paquinema con hendidura longitudinal.

Figs. 20 y 21. — Paquinema.

Lámina IV.

Figs. 22 y 26. — Paquinema en diversas fases de desarrollo.

Fig. 23. — *a* y *b*, paquinema; *c*, estrepsinema.

Fig. 24. — *a*, sindesis; *b*, paquinema; *c* y *d*, estrepsinema.

Fig. 25. — *a*, paquinema; *b*, estrepsinema: centriolo con esfera atractiva y áster parcial.

Fig. 26. — Paquinema.

Lámina V.

Figs. 27 *a* y 27 *b*. — Paquinema: dos cortes de una misma célula.

Fig. 28. — *a*, sindesis: dos filamentos arrollados evidentemente en espiral uno sobre otro; nucléolo aplastado; *b*, paquinema hendido: en el protoplasma se ven las formaciones espumosas.

Fig. 29. — *a* y *b*, paquinema; *c*, estrepsinema.

Fig. 30. — Principio del estrepsinema.

Figs. 31 y 32. — Estrepsinema.

Lámina VI.

Fig. 33. — Estrepsinema: nucléolo alveolizado.

Figs. 34, 36, 38 y 39. — Estrepsinema.

Figs. 35 y 37. — Estrepsinema: formación de la figura acromática.

Lámina VII.

Figs. 40, 41 y 42. — Estrepsinema: formación de la figura acromática.

Fig. 43. — *a*, estrepsinema; *b*, término del estrepsinema y principio de la segunda contracción.

Lámina VIII.

Fig. 44. — *a-o*, diversas fases del desarrollo de los nucléolos.

Figs. 45 *a* y 45 *b*. — Segunda contracción: retirada de los cromosomas hasta quedar arrimados a la membrana nuclear; los centrosomas-bastoncitos situados en el centro de su centrosfera y rodeados de su áster. Dos cortes pertenecientes a una misma célula.

Fig. 46. — Segunda contracción: sólo se ha dibujado el núcleo; los cromosomas se apartan de la membrana.

Fig. 47. — Segunda contracción: los cromosomas siguen apartándose de la membrana nuclear y reduciendo su tamaño.

Lámina IX.

Figs. 48 *a* y 48 *b*. — Término de la segunda contracción: nucléolo muy alveolizado; ocho cromosomas bivalentes. Dos cortes pertenecientes a una misma célula.

Fig. 49. — Núcleo en el principio de la diacinesis: tres nucléolos están presentes.

Figs. 50 y 51. — Diacinesis; cromosomas bivalentes.

Lámina X.

Figs. 52, 53, 54 y 55. — Diacinesis: cromosomas en diversas fases de desarrollo.

Fig. 56. — *a-h*, los ocho cromosomas diacinéticos de un núcleo.

Lámina XI.

Figs. 57 *a*, 57 *b* y 57 *c*.—Los ocho cromosomas diacinéticos de un mismo núcleo.

Figs. 58 *a*, 58 *b*, 58 *c*, 58 *d* y 58 *e*. — Diacinesis: cinco cortes pertenecientes a un mismo núcleo.

Figs. 59, 60 y 61. — Diacinesis: cromosomas formados por dos ramas diversamente enlazadas.

Lámina XII.

Figs. 62, 63 y 64. — Término de la diacinesis: membrana nuclear sumamente arrugada; cromosomas formados por dos ramas diversamente enlazadas.

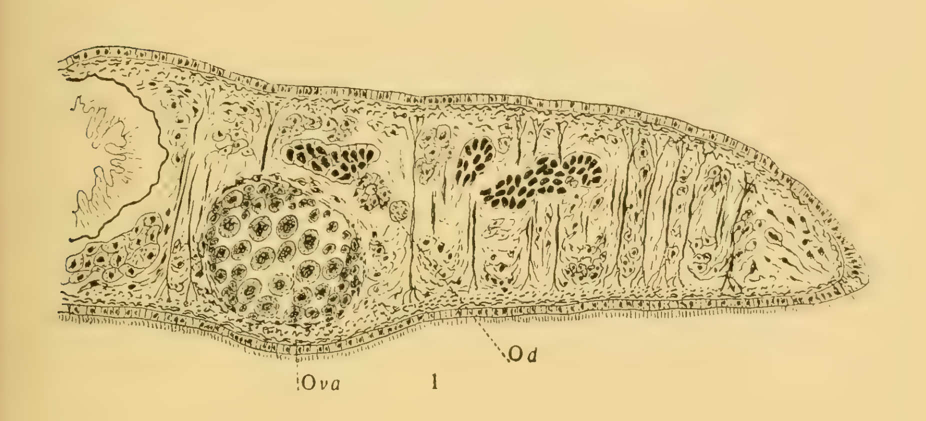
Figs. 65 *a* y 65 *b*. — Formación definitiva de la figura acromática: en la primera figura hay siete cromosomas bivalentes metafásicos próximos a formar la placa ecuatorial; en la segunda figura se ve el movimiento en espiral que efectúan las fibras del huso; los dos puntos redondeados, ¿representan el octavo cromosoma bivalente? Dos cortes de una misma célula.

Lámina XIII.

Fig. 65 *c*. — Otro corte de la misma célula que las últimas figuras de la lámina XII: huso en espiral.

Fig. 66. — Ovocito perteneciente a *Planaria:* cromosomas bivalentes metafásicos con sus partes diversamente enlazadas; figura acromática extensa; centrosomas formados por dos bastoncitos.

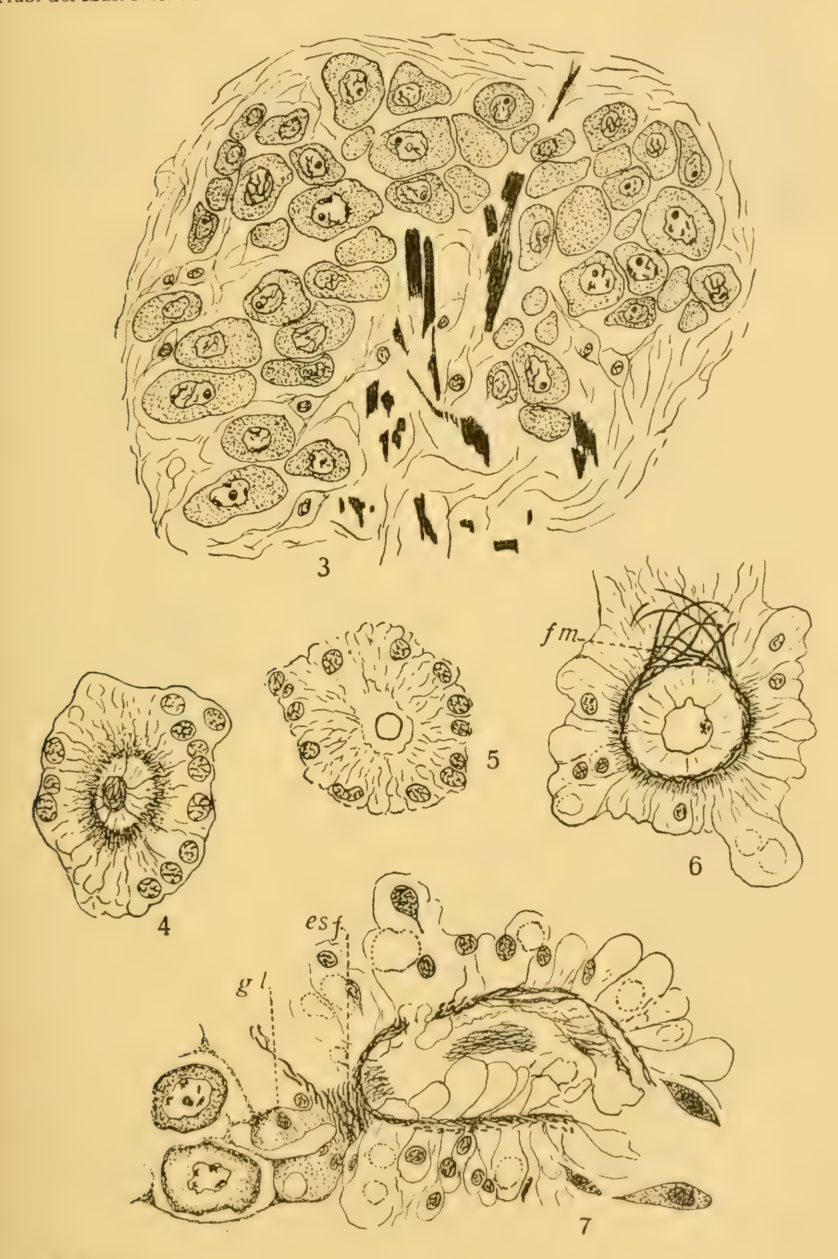
Figs. 67 *a* y 67 *b*. — Cromosomas bivalentes metafásicos correspondientes a un mismo ovocito de *Planaria*.



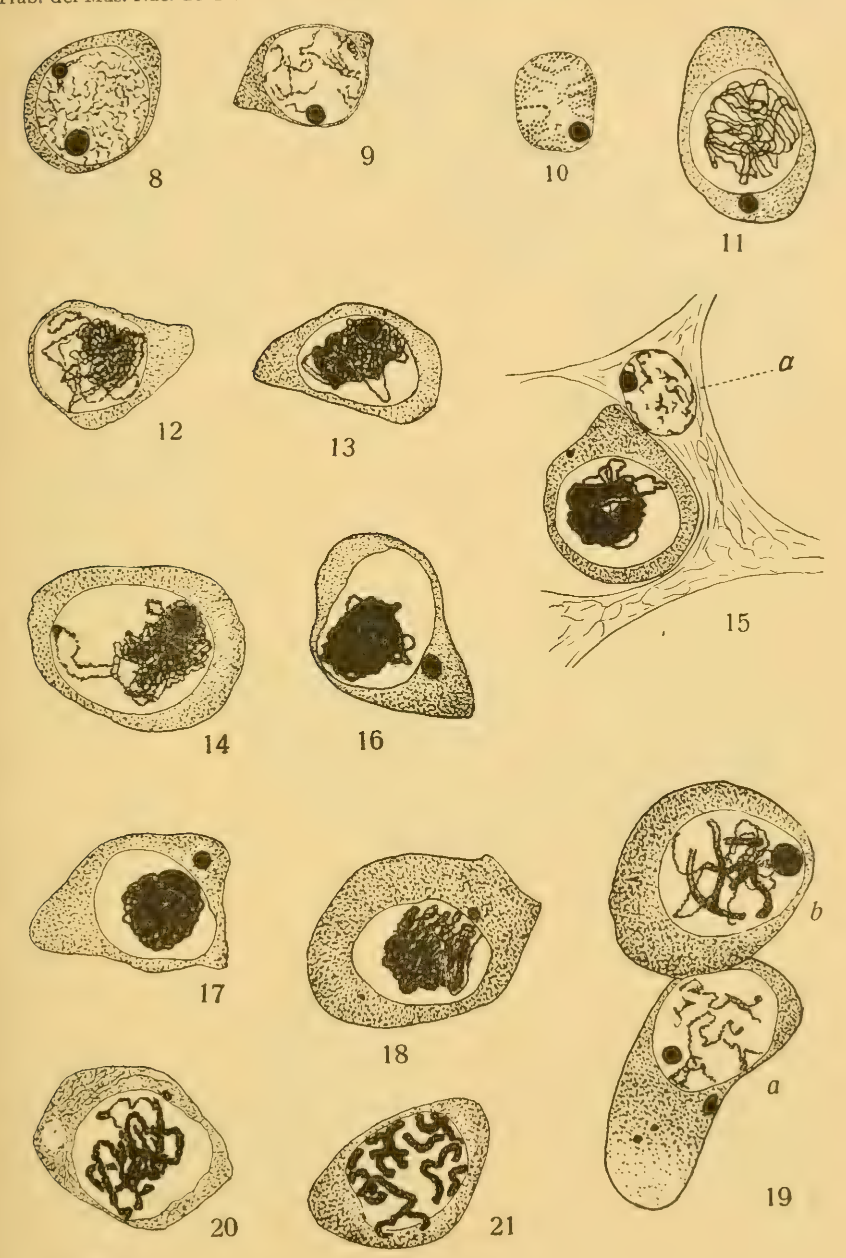
Od

2

M. Bordás, del.



M. Bordás, del.



M. Bordás, del.

a *c*

22

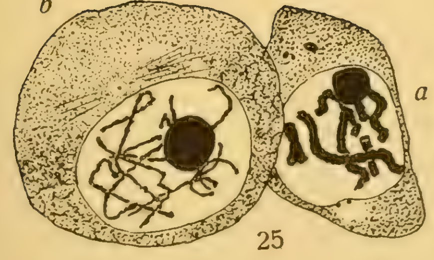
b

23

d

b *c* *a*

24

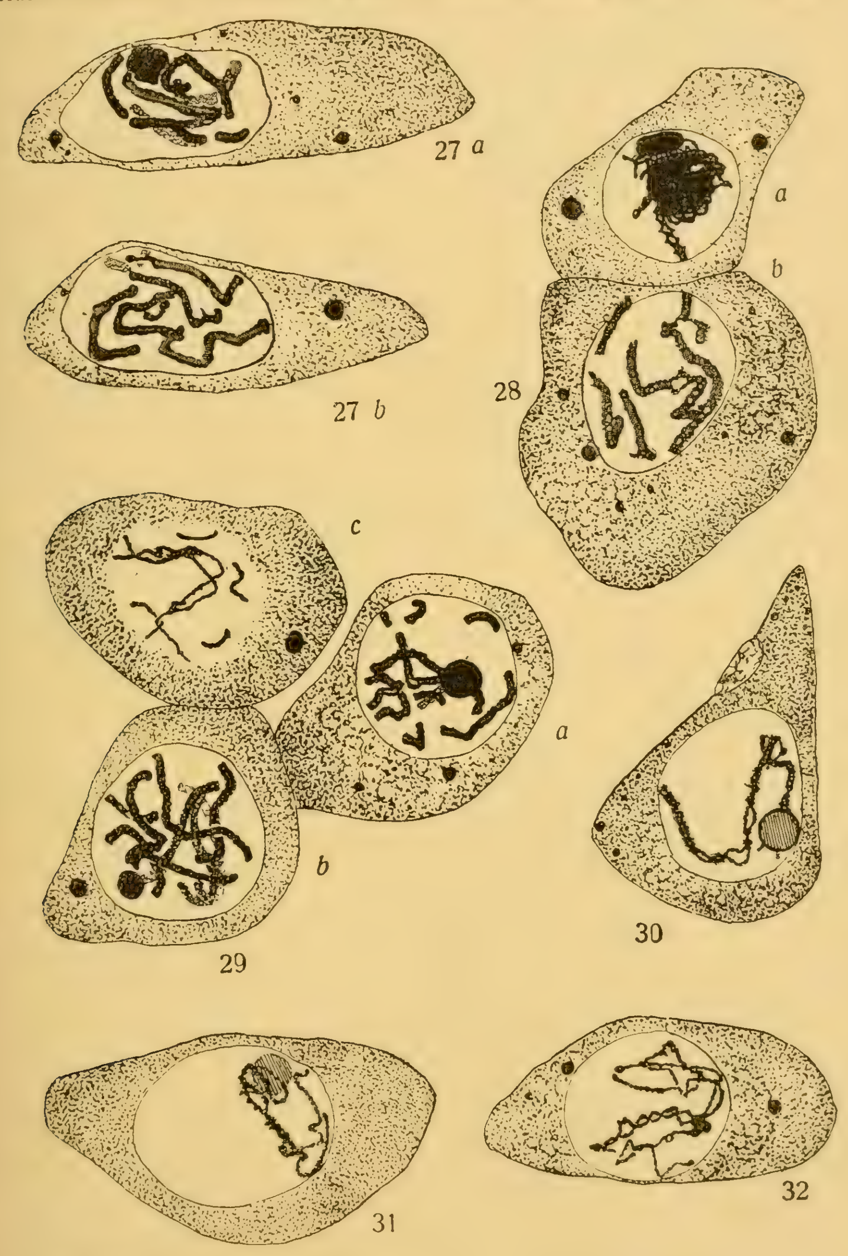


25

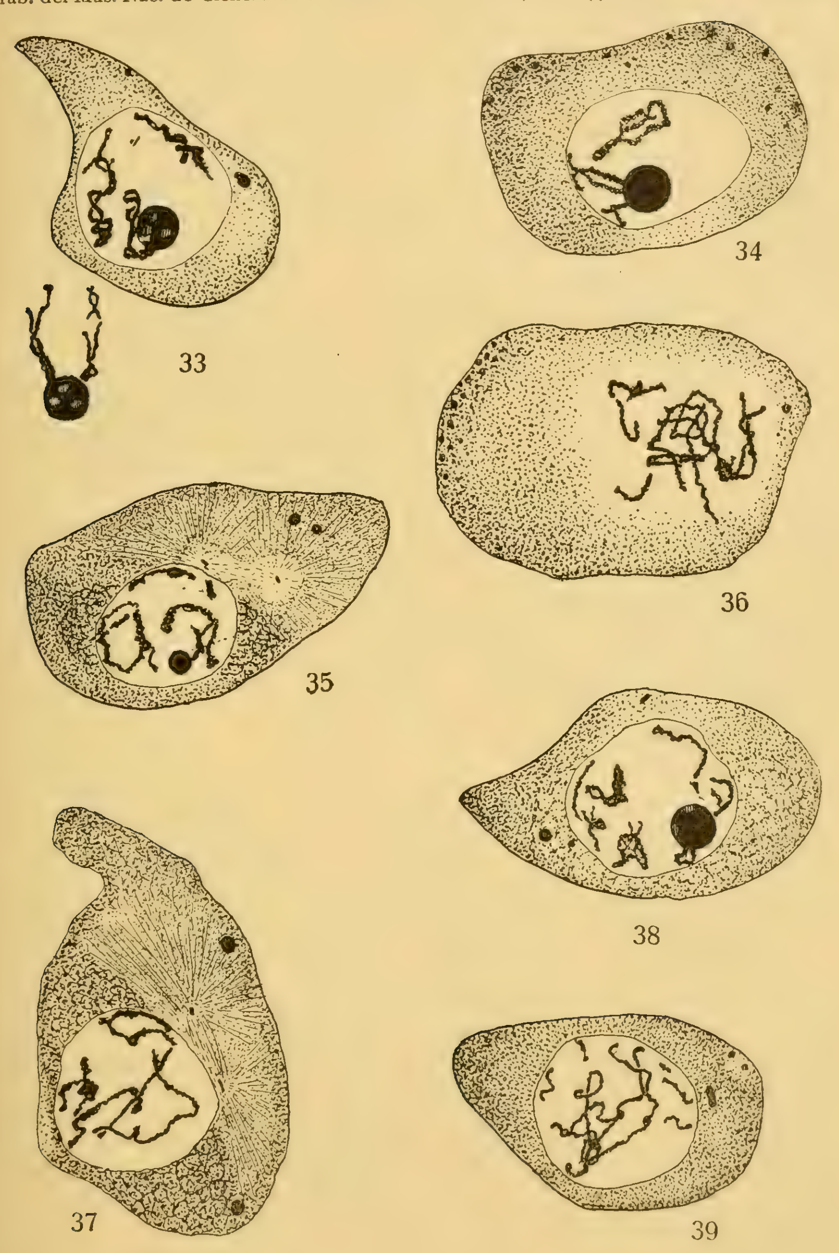


26

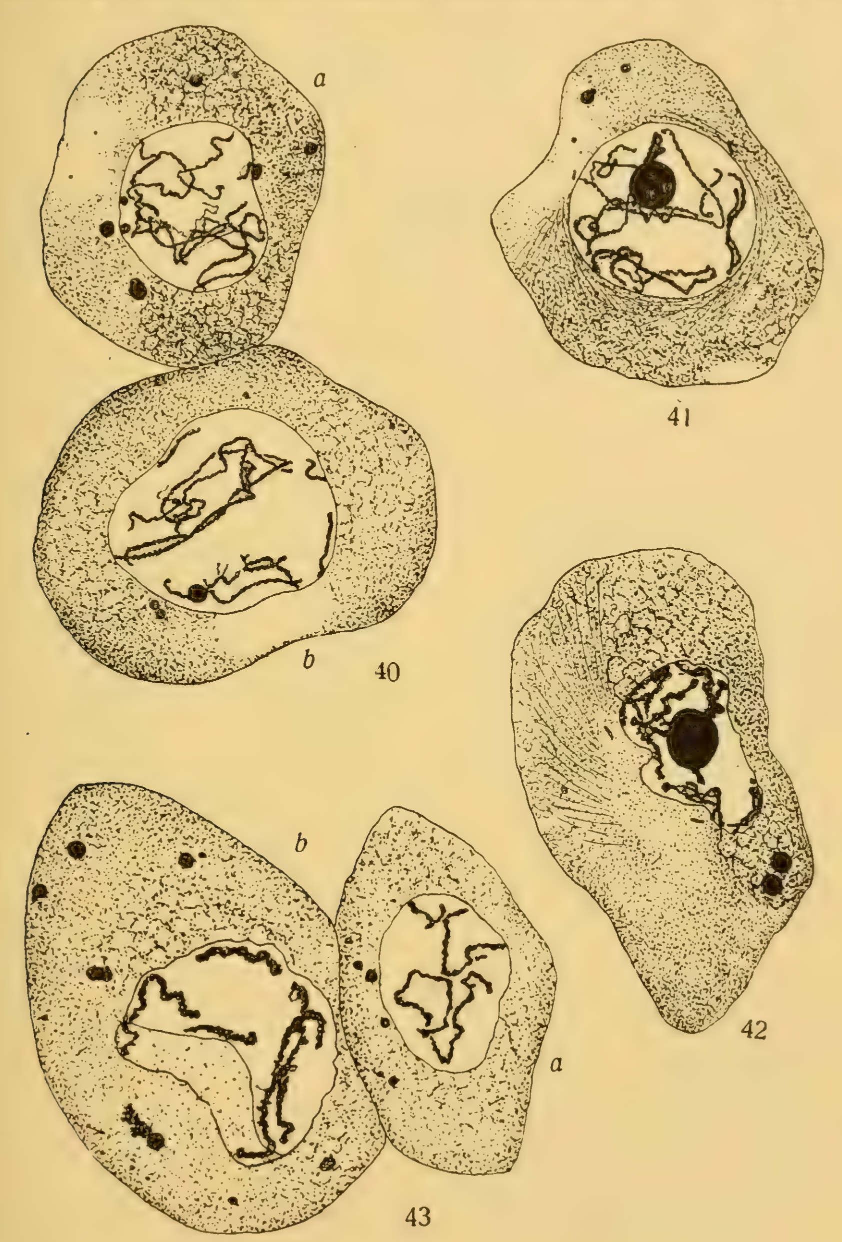

M. Bordás, del.



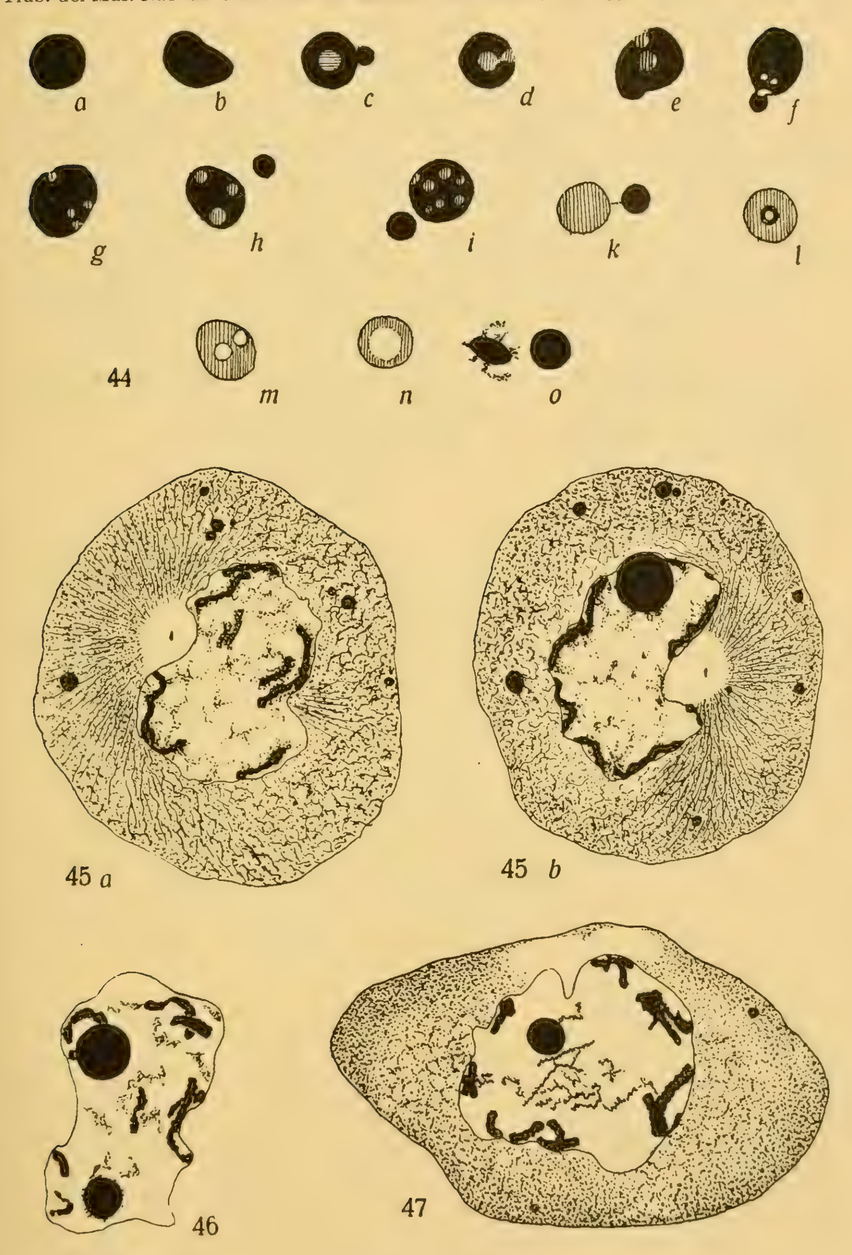
M. Bordás, del.



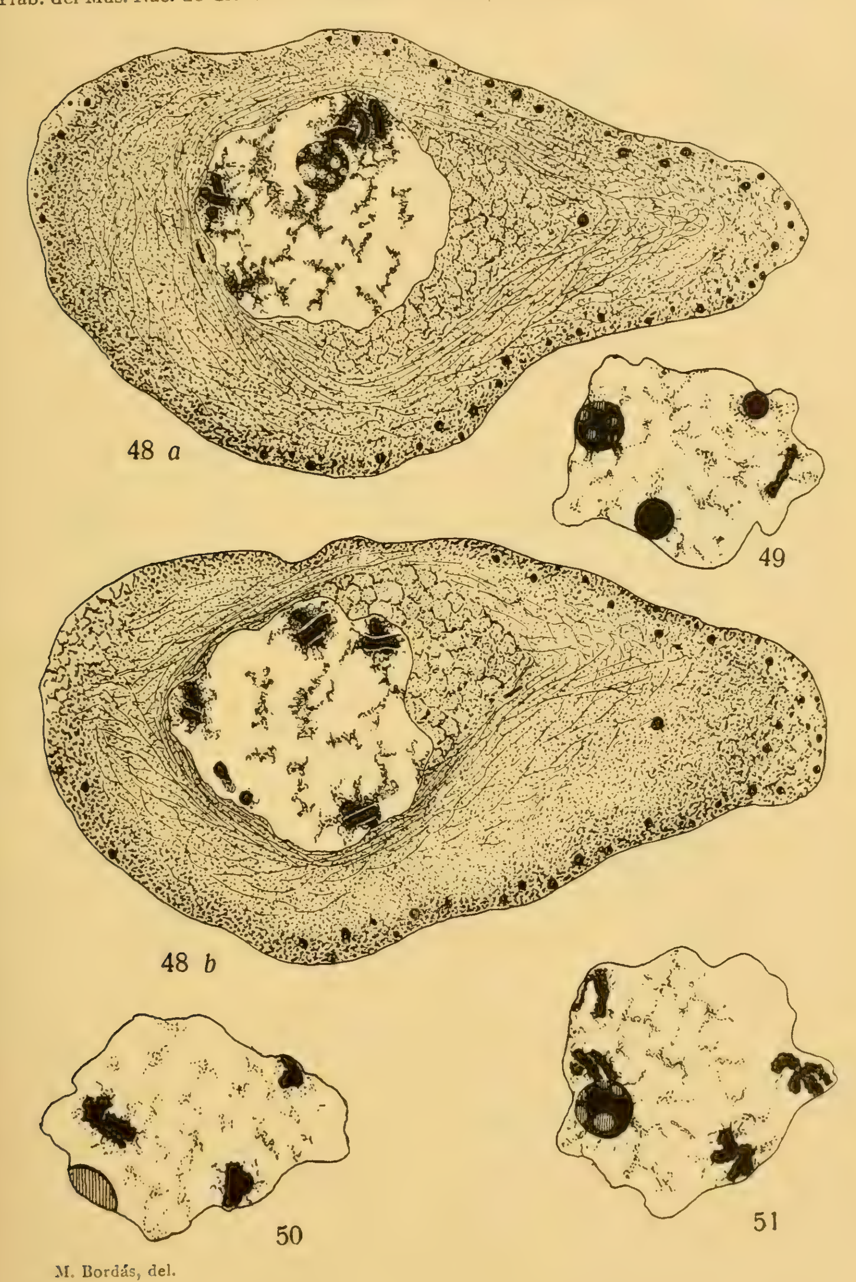
M. Bordás, del.



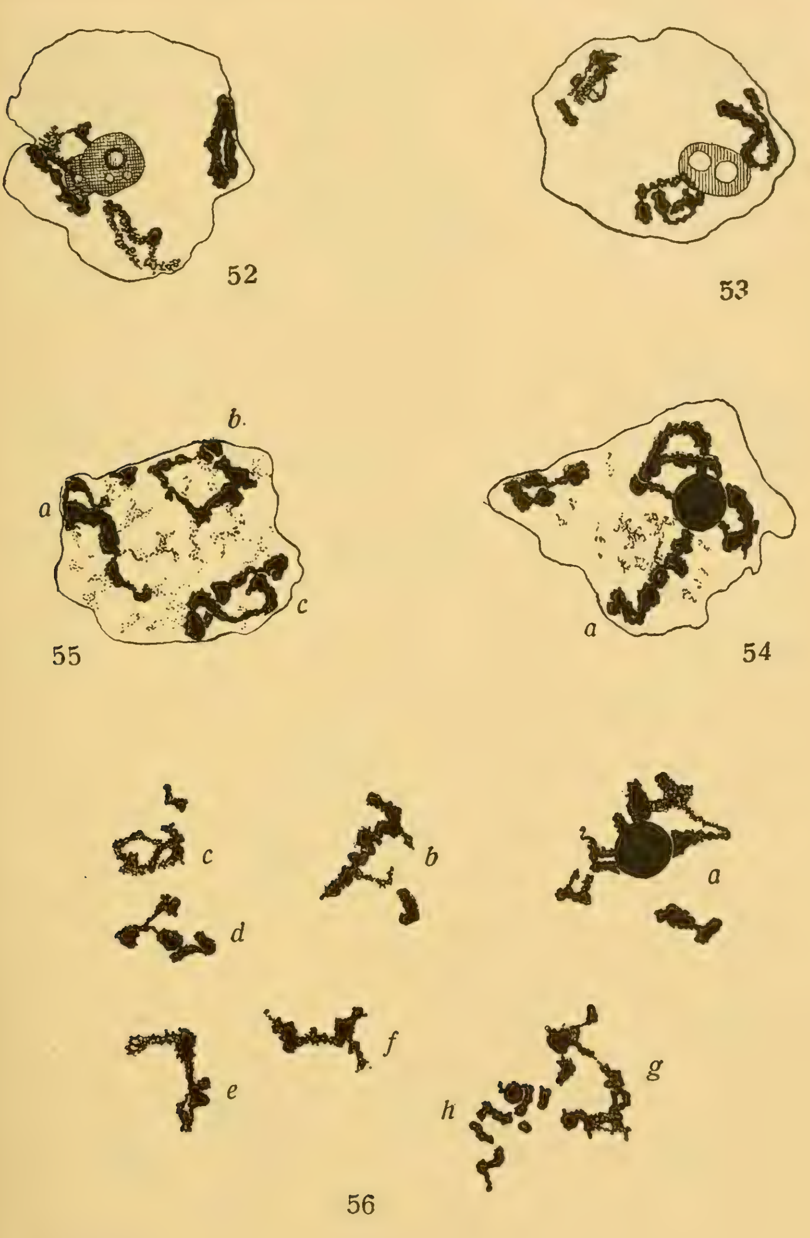
M. Bordás, del.



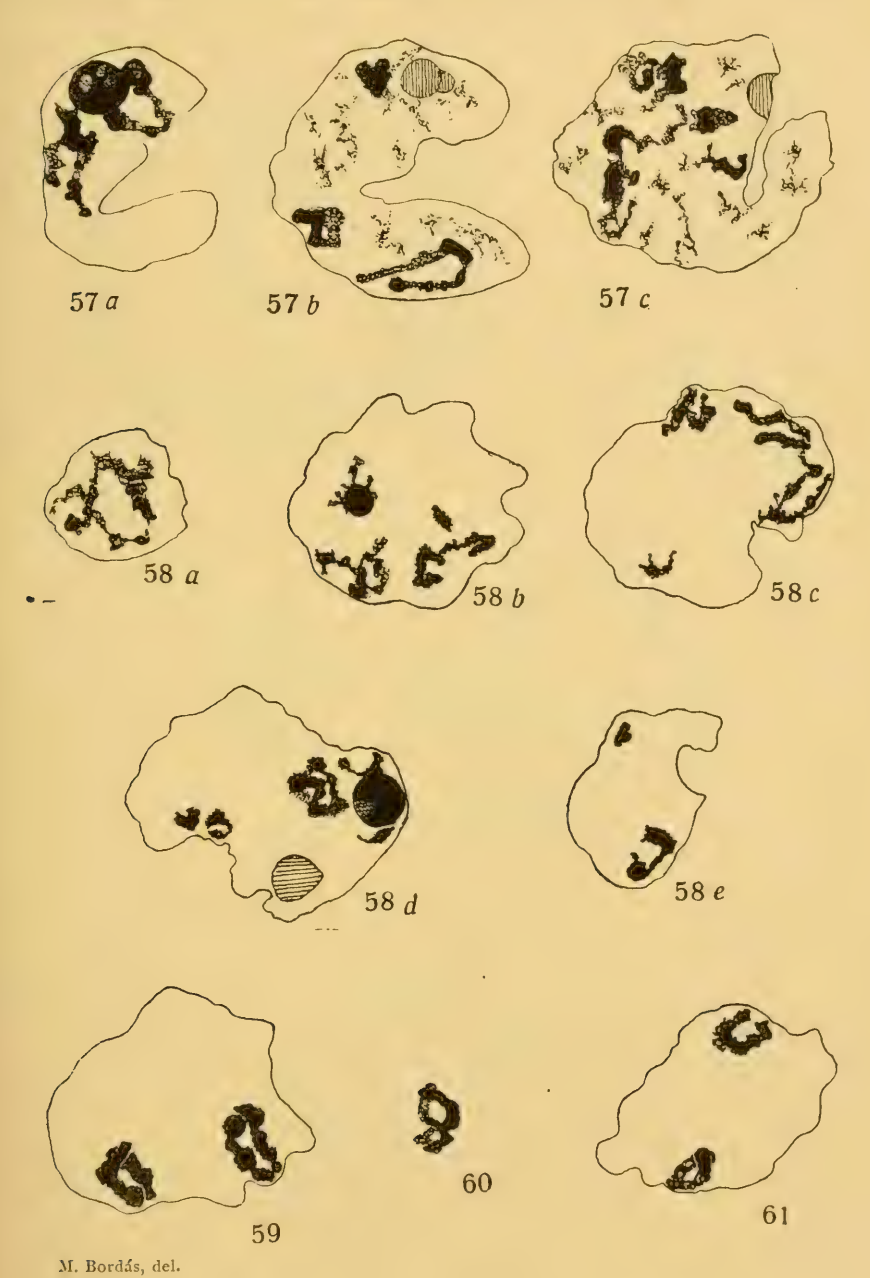
M. Bordás, del.



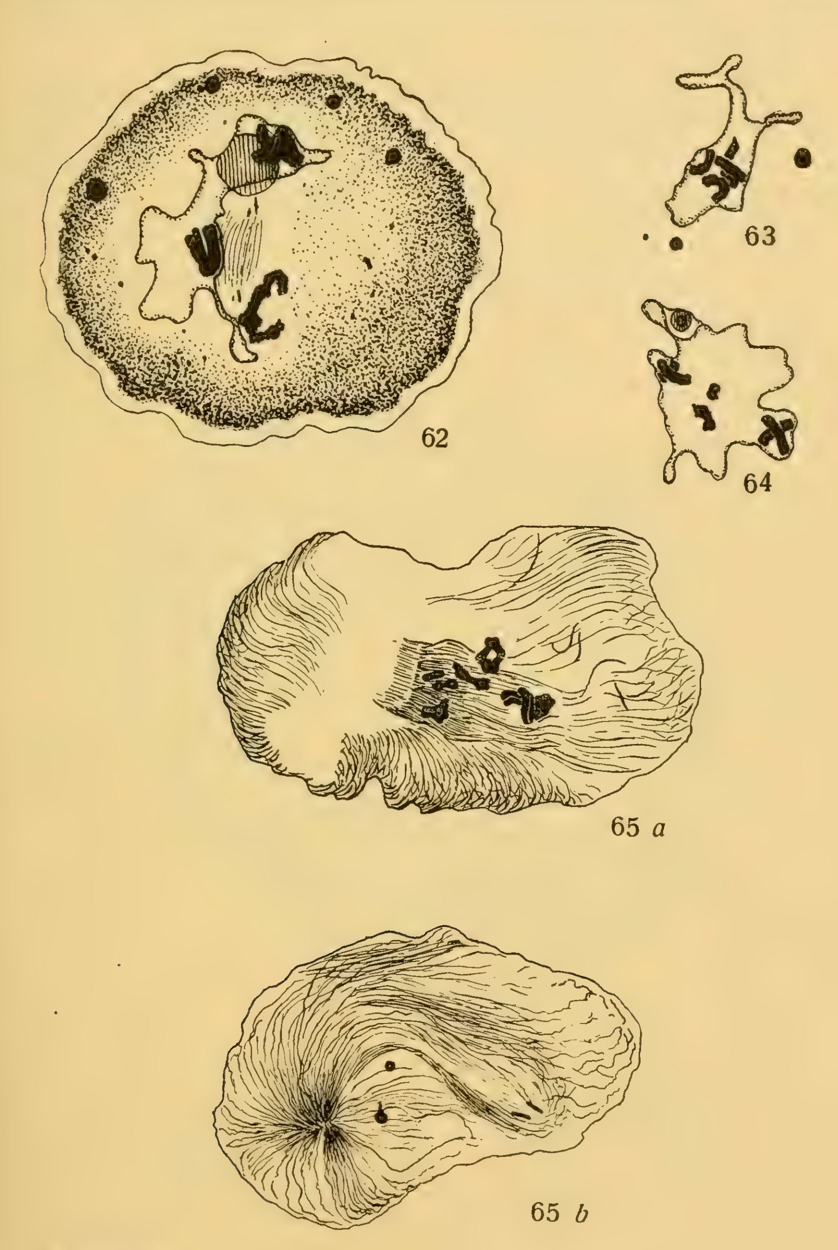
M. Bordás, del.



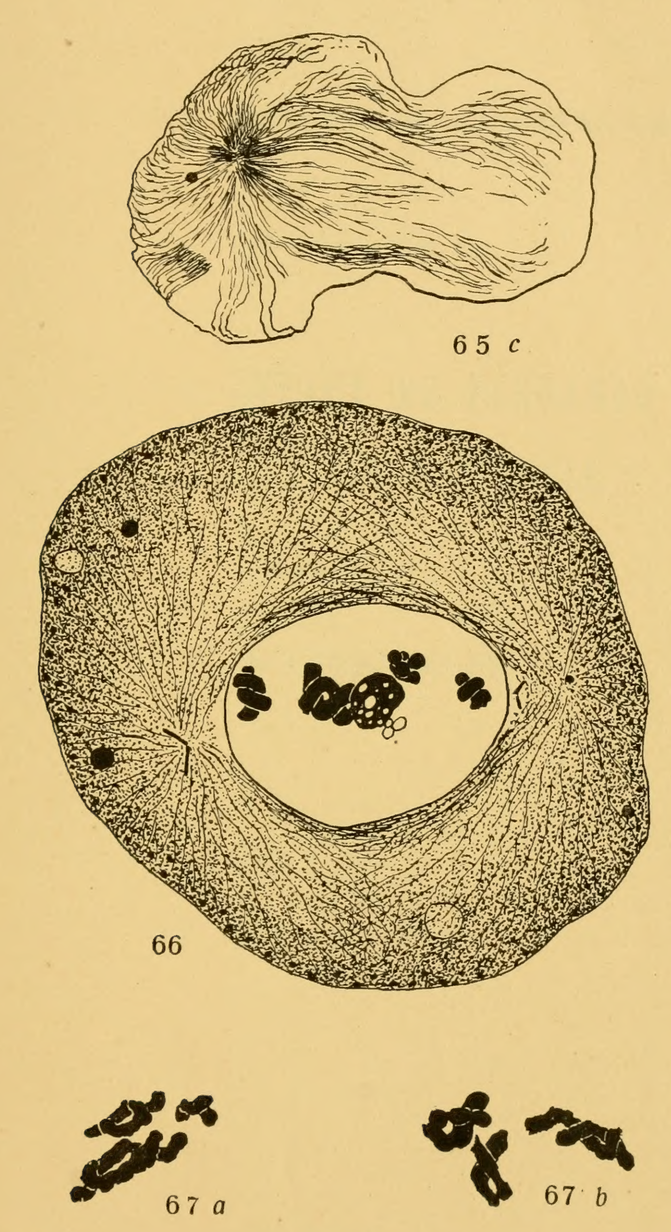
M. Bordás, del.



M. Bordás, del.



M. Bordás, del.



M. Bordás, del.

